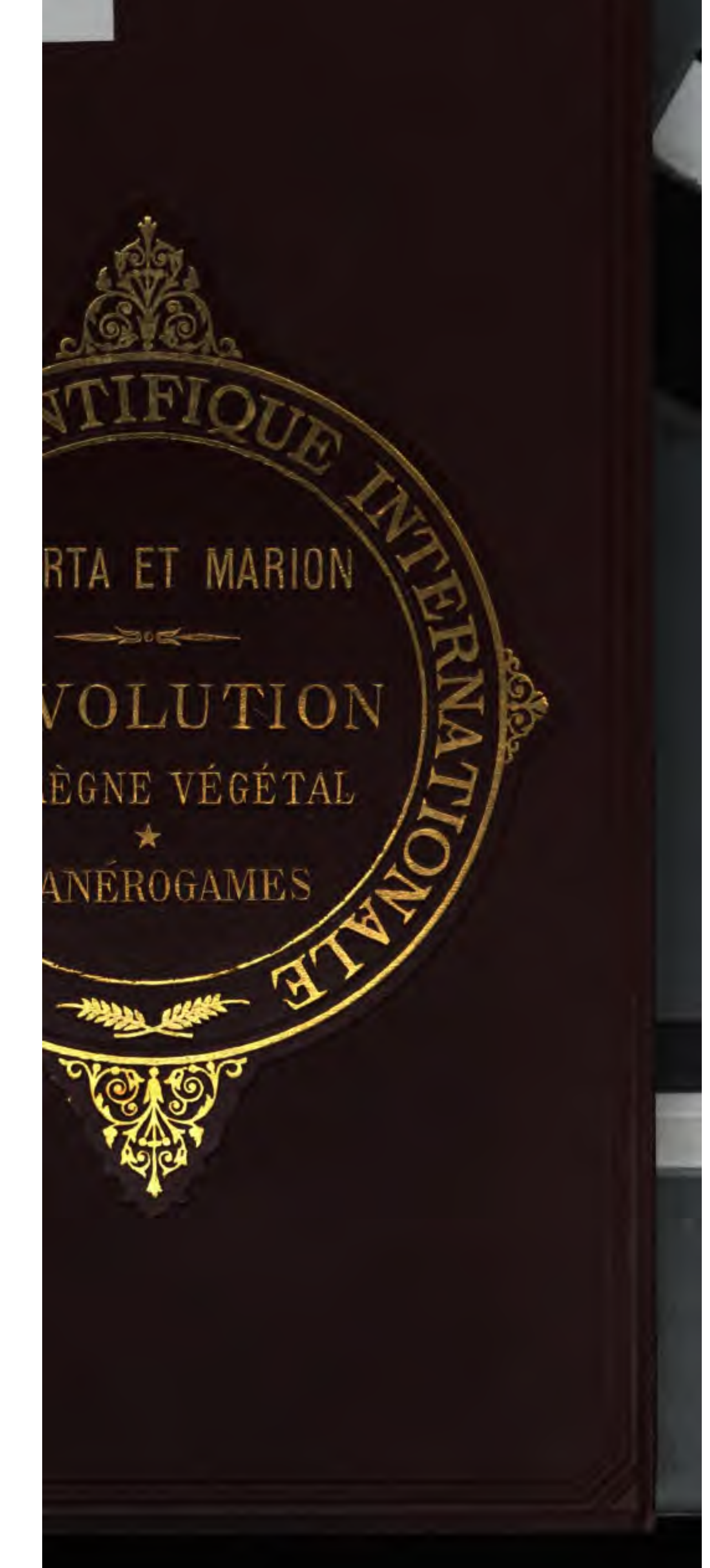
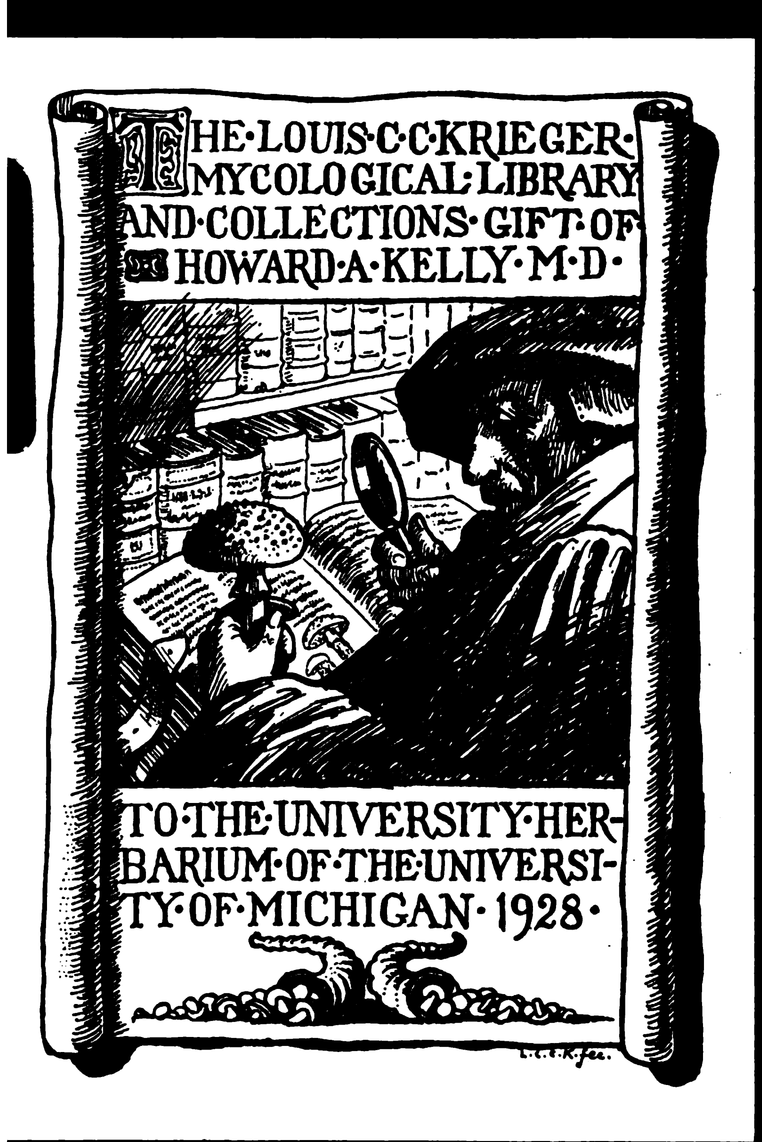

NTIFIQUE INTERNATIONALE
RTA ET MARION
VOLUTION
ÈGNE VÉGÉTAL
★
ANÉROGAMES


THE·LOUIS·C·C·KRIEGER·
MYCOLOGICAL·LIBRARY
AND·COLLECTIONS·GIFT·OF
HOWARD·A·KELLY·M·D·
TO·THE·UNIVERSITY·HER-
BARIUM·OF·THE·UNIVERSI-
TY·OF·MICHIGAN·1928·
L.C.C.K.fec.



BIBLIOTHÈQUE

SCIENTIFIQUE INTERNATIONALE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION

DE M. ÉM. ALGLAVE

LII

BIBLIOTHEQUE

SCIENTIFIQUE INTERNATIONALE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION

DE M. ÉM. ALGLAVE

Volumes in-8°, reliés en toile anglaise. — Prix : 6 fr.

Avec reliure d'amateur, tranche sup. dorée, dos et coins en veau. 10 fr.

La *Bibliothèque scientifique internationale* n'est pas une entreprise de librairie ordinaire. C'est une œuvre dirigée par les auteurs mêmes, en vue des intérêts de la science, pour la populariser sous toutes ses formes, et faire connaître immédiatement dans le monde entier les idées originales, les directions nouvelles, les découvertes importantes qui se font chaque jour dans tous les pays. Chaque savant expose les idées qu'il a introduites dans la science et condense pour ainsi dire ses doctrines les plus originales. On peut ainsi, sans quitter la France, assister et participer au mouvement des esprits en Angleterre, en Allemagne, en Amérique, en Italie, tout aussi bien que les savants mêmes de chacun de ces pays.

La *Bibliothèque scientifique internationale* ne comprend pas seulement des ouvrages consacrés aux sciences physiques et naturelles, elle aborde aussi les sciences morales, comme la philosophie, l'histoire, la politique et l'économie sociale, la haute législation, etc.; mais les livres traitant des sujets de ce genre se rattacheront encore aux sciences naturelles, en leur empruntant les méthodes d'observation et d'expérience qui les ont rendues si fécondes depuis deux siècles.

VOLUMES PARUS

J. Tyndall. LES GLACIERS ET LES TRANSFORMATIONS DE L'EAU, suivis d'une étude de M. *Helmholtz* sur le même sujet, avec 8 planches tirées à part et nombreuses figures dans le texte. 4e édition. . . 6 fr.

Bagehot. LOIS SCIENTIFIQUES DU DÉVELOPPEMENT DES NATIONS. 5e édit. 6 fr.

J. Marey. LA MACHINE ANIMALE, locomotion terrestre et aérienne, avec 117 figures dans le texte. 4e édition. . . . . 6 fr.

A. Bain. L'ESPRIT ET LE CORPS considérés au point de vue de leurs relations, avec figures. 4e édition . . . . 6 fr.

Pettigrew. LA LOCOMOTION CHEZ LES ANIMAUX, avec 130 fig. 2e édit. 6 fr.

Herbert Spencer. INTRODUCTION A LA SCIENCE SOCIALE. 7e édition. 6 fr.

O. Schmidt. DESCENDANCE ET DARWINISME, avec fig. 5e édit. . . 6 fr.

H. Maudsley. LE CRIME ET LA FOLIE. 5e édition. . . . . 6 fr.

P.-J. Van Beneden. LES COMMENSAUX ET LES PARASITES dans le règne animal, avec 83 figures dans le texte. 3e édition. . . . . . . 6 fr.

Balfour Stewart. LA CONSERVATION DE L'ÉNERGIE, suivie d'une étude sur LA NATURE DE LA FORCE, par *P. de Saint-Robert*. 4e édition. 6 fr.

Draper. LES CONFLITS DE LA SCIENCE ET DE LA RELIGION. 7e édition. 6 fr.

Léon Dumont. THÉORIE SCIENTIFIQUE DE LA SENSIBILITÉ. 3e édit. 6 fr.

Schutzenberger. LES FERMENTATIONS, avec 28 figures. 4e édition. 6 fr.

Whitney. LA VIE DU LANGAGE. 3e édition. . . . . 6 fr.

Cooke et Berkeley. LES CHAMPIGNONS, avec 110 figures. 3e édit. 6 fr.

Bernstein. LES SENS, avec 91 figures dans le texte. 4e édition. . 6 fr.

Berthelot. LA SYNTHÈSE CHIMIQUE. 5e édition . . . . 6 fr.

Vogel. LA PHOTOGRAPHIE ET LA CHIMIE DE LA LUMIÈRE, avec 95 figures dans le texte et un frontispice tiré en photoglyptie. 4e édition. 6 fr.

Luys. LE CERVEAU ET SES FONCTIONS, avec figures. 5e édition. . . 6 fr.

W. Stanley Jevons. LA MONNAIE ET LE MÉCANISME DE L'ÉCHANGE. 4e édition. . . . . 6 fr.

Fuchs. LES VOLCANS ET LES TREMBLEMENTS DE TERRE, avec 36 figures dans le texte et une carte en couleurs. 4e édition. . . . . 6 fr.

Général Brialmont. LA DÉFENSE DES ETATS ET LES CAMPS RETRANCHÉS, avec nombreuses figures et deux planches hors texte. 3e édit. 6 fr.

A. de Quatrefages. L'ESPÈCE HUMAINE. 7e édition. . . . . . . 6 fr.

Blaserna et Helmholtz. LE SON ET LA MUSIQUE, avec 50 figures dans le texte. 3e édition . . . . 6 fr.

Rosenthal. LES MUSCLES ET LES NERFS. 1 vol., avec 75 fig. 3e édit. 6 fr.

Brucke et Helmholtz. PRINCIPES SCIENTIFIQUES DES BEAUX-ARTS, suivis de L'OPTIQUE ET LA PEINTURE. 1 vol., avec 39 figures. 3e édition. 6 fr.

Wurtz. LA THÉORIE ATOMIQUE. 1 vol., avec une planche. 4e édit. 6 fr.

Secchi. LES ÉTOILES. 2 vol. in-8, avec 60 figures dans le texte et 17 planches en noir et en couleurs, tirées hors texte. 2e édition. . . 12 fr.

N. Joly. L'HOMME AVANT LES MÉTAUX. Avec 150 figures. 3e édition. 6 fr.

A. Bain. LA SCIENCE DE L'ÉDUCATION. 1 vol. in-8. 4e édition. . . 6 fr.

Thurston. HISTOIRE DE LA MACHINE A VAPEUR, revue, annotée et augmentée d'une Introduction par *J. Hirsch*. 2 vol., avec 140 figures dans le texte, 16 planches tirées à part et nombreux culs-de-lampe. 12 fr.

R. Hartmann. LES PEUPLES DE L'AFRIQUE. 1 vol. in-8, avec 91 figures et une carte des races africaines. 2e édition . . . . 6 fr.

Herbert Spencer. Les bases de la morale évolutionniste. 1 volume in-8. 3e édition . . . . 6 fr.

Th.-H. Huxley. L'écrevisse, introduction à l'étude de la zoologie, avec 82 figures. 1 vol. in-8. . . . . 6 fr.

De Roberty. La sociologie. 1 vol. in-8 . . . . 6 fr.

O.-N. Rood. Théorie scientifique des couleurs et leurs applications à l'art et à l'industrie. 1 vol. in-8, avec 130 figures dans le texte et une planche en couleurs . . . . 6 fr.

G. de Saporta et Marion. L'évolution du règne végétal. *Les cryptogames.* 1 vol., avec 85 figures dans le texte . . . . 6 fr.

Charlton Bastian. Le système nerveux et la pensée, 2 vol., avec 184 fig. dans le texte. . . . . 12 fr.

James Sully. Les illusions des sens et de l'esprit. 1 vol. . . 6 fr.

Alph. de Candolle. L'origine des plantes cultivées. 1 vol. 2e éd. 6 fr.

Young. Le soleil, avec 86 figures. 1 vol . . . . 6 fr.

J. Lubbock. Les fourmis, les abeilles et les guêpes. 2 vol. avec 65 fig. dans le texte et 13 planches hors texte dont 5 en couleurs. . . . . 12 fr.

Ed. Perrier. La philosophie zoologique avant Darwin. 1 vol. 2e éd. 6 fr.

Stallo. La matière et la physique moderne. . . . . 6 fr.

Mantegazza. La physionomie et l'expression des sentiments . 1 vol., avec 8 planches hors texte. . . . . 6 fr.

De Meyer. Les organes de la parole, 1 vol. avec 51 figures. 6 fr.

De Lanessan. Introduction a la botanique. Le sapin. 1 vol. avec fig. 6 fr.

G. de Saporta et Marion. L'évolution du règne végétal. *Les phanérogames.* 2 vol. in-8, avec 136 figures. . . . . 12 fr.

VOLUMES SUR LE POINT DE PARAITRE

R. Hartmann. Les singes anthropomorphes, avec fig.

Berthelot. La philosophie chimique.

O. Schmidt. Les mammifères dans les temps primitifs, avec fig.

Romanes. L'intelligence des animaux. 2 vol.

Binet et Féré. Le magnétisme animal, avec fig.

De Mortillet. L'origine de l'homme, avec fig.

E. Oustalet. L'origine des animaux domestiques. 1 vol., avec fig.

G. Pouchet. La vie du sang. 1 vol., avec figures.

Edm. Perrier. L'embryogénie générale, avec fig.

Beaunis. Les sensations internes, avec fig.

Cartailhac. La France préhistorique, avec fig.

L'ÉVOLUTION

DU

RÈGNE VÉGÉTAL

LES PHANÉROGAMES

PAR

G. DE SAPORTA
Correspondant de l'Institut
de France.

A.-F. MARION
Professeur à la Faculté des sciences
de Marseille.

Ouvrage illustré de 136 figures dans le texte.

TOME PREMIER

PARIS
ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET C[ie]
FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR
108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1885

PRÉFACE

Les deux volumes que nous présentons avec confiance à tous les amis du progrès des sciences naturelles forment la suite et le complément du livre consacré par nous aux seules Cryptogames [1]. L'ébauche, à peine accusée dans ses traits les plus essentiels, de l'évolution des Phanérogames, autrement dit des plantes supérieures, a exigé d'inévitables développements dont le résultat nous a entraînés un peu au delà des limites modestes, primitivement fixées. La raison de cet écart est aisée à saisir : marchant du simple au composé, gravitant sans trêve vers une complexité croissante, le règne végétal, en dépit de son infériorité relative, n'a réussi à se constituer qu'aux dépens de la simplicité originaire et par l'extension de certains éléments organiques substitués à d'autres graduellement amoindris, puis totalement effacés.

C'est là proprement la marche de l' « évolution végétale », d'autant plus complexe, et par conséquent d'autant plus difficile à soumettre à l'analyse, qu'elle s'avance davantage. Elle procède par voie d'enchaînement, de dédoublement et de spécialisation. Par elle, ce qui naît dérive constamment d'un organe préexistant, soit pour le compléter, soit pour empiéter sur lui et l'absorber à la fin, dès que cet organe n'est plus l'équivalent direct d'un acte ou d'une

1. *L'évolution du règne végétal : les Cryptogames,* par G. de Saporta et A.-F. Marion, avec 85 figures dans le texte. (Bibliothèque scientifique internationale.)

fonction; il subsiste cependant presque toujours des vestiges de l'état antérieur. Le monde des végétaux, sorti du même fond commun que le monde animé, n'a jamais atteint au niveau de celui-ci; mais sur le plan d'adaptation qui lui est particulier, il s'est étendu aussi loin, en réalisant une multiplicité à peu près égale de combinaisons différentielles.

Le règne végétal a été unicellulaire au début; mais il a obéi ensuite à une double tendance morphologique et il a constitué par cela même une double série. — D'une part, en effet, la cellule demeurée simple s'est amplifiée en se prêtant à toutes les diversités dont une cavité utriculaire peut être susceptible; elle a engendré de cette façon les Protophytes dites « Siphonées », qui ont dû dominer dans les anciennes mers. Nous avons eu soin de mettre en lumière le rôle et l'importance, à l'état fossile, de ces organismes curieux, en rejetant le système qui invoque l'intervention des seules actions mécaniques pour rendre compte de leur apparence morphologique. Cette première catégorie de Protophytes, depuis longtemps dépouillée de la prépondérance qu'elle avait obtenue, se trouve réduite au groupe insignifiant des Siphonées actuelles.

D'autre part, la cellule primitive, en se subdivisant et se multipliant, a fait naître des agrégats cellulaires, dont le tissu est devenu susceptible d'extensions et de différenciations, pour ainsi dire illimitées. De là les Protophytes « pluricellulaires » ou Algues conçues en dehors du plan des Siphonées; mais aussi et par l'effet d'une transition dont nous ne possédons plus les termes échelonnés, les plantes terrestres, vivant à l'air; il convient d'ajouter dans un air originairement baigné de vapeurs tièdes, ruisselant sous les averses renouvelées, par cela même très peu distinct du milieu natal, purement aquatique.

L' « évolution des Cryptogames » a fait voir comment la tige sporogonienne et l'appareil sexué prothallien s'étaient constitués à part, à l'aide d'une sorte d'alternance de génération; l'appareil sexué naissant chaque fois de la spore produite par la tige agame. — Nous avons assisté à la spécialisation, mais aussi à la réduction graduelle du prothalle, ramené aux seules fonctions sexuelles par l'effet d'une division de plus en plus prononcée du travail organique. Ce sont les phases dernières de cette spécialisation poussée à ses dernières limites, de cette division du travail atteignant ses plus lointaines conséquences , dont nous aurons à faire l'étude et à déterminer les résultats. Le principal de ces résultats consistera à réunir et à confondre, d'une façon indissoluble, les vestiges presque entièrement effacés du prothalle à la tige sporogonienne, tandis que celle-ci pourvue elle-même de tous les développements dont elle était capable prodiguera ses appendices modifiés dans le but d'accroître le nombre, l'étendue et la sécurité des organes reproducteurs, supportés et protégés par elle. — Telle est la marche constamment ascendante dont les Phanérogames nous offriront le spectacle : c'est par la multiplication des parties accessoires, par le groupement de celles qui sont essentielles, par l'extension, la cohérence et la transformation des organes secondaires, enfin par l'étalage d'éléments nouveaux, résultant d'un véritable luxe de combinaisons, que ces plantes ont atteint le plus haut degré de complexité qu'il ait été donné au règne d'acquérir.

L'exposé rapide et forcément incomplet d'une telle accumulation de phénomènes, si difficile qu'il soit de le condenser en un petit nombre de pages, n'était pas à lui seul tout notre sujet. De même qu'en tête de l' « évolution des Cryptogames » nous avions placé des notions géologiques

destinées à faire saisir l'idée de durée et l'ordre de succession des périodes qui virent se développer le monde des plantes; de même il nous a fallu , dans le présent ouvrage , tenir compte des données paléontologiques , de nature à expliquer le sens des mouvements évolutifs auxquels ont obéi en divers temps les plantes supérieures. De là des considérations d'autant plus dignes d'intérêt, qu'elles s'adressent à des êtres plus parfaits et à des organes plus élaborés. Il nous restait encore, en ce qui concerne l'espèce, à faire ressortir l'incontestable vérité dont voici la formule : de quelque façon qu'on veuille la concevoir, envisagée dans le passé ou observée dans l'ordre actuel, prise en masse ou seulement considérée chez les individus, l'espèce équivaut toujours à une notion à la fois inégale et contingente; elle représente le terme d'arrivée soit définitif, soit provisoire et passager, l'état présent, si l'on veut, d'un enchaînement d'actes modificateurs ayant abouti à la longue à des transformations plus ou moins complètes selon les cas. Tout ne demeure pas instable et surtout ne conserve pas la même amplitude de variabilité, dans la plante destinée à traverser les siècles et les périodes; mais certaines parties s'affermissent chez elle, en se modifiant plus ou moins ou s'effaçant peu à peu, tandis que d'autres prennent au contraire de l'extension, contractent des adhérences ou simplement gardent la faculté potentielle de changer de nouveau et cela dans des proportions différentes pour chacune d'elles, et en rapport avec les excitations du dehors.

Puis, ces êtres, les uns demeurés plastiques dans certains de leurs éléments constitutifs, d'autres parvenus à une fixité relative ou même totalement immobilisés, affectent une distribution géographique dont la raison d'être a droit à notre attention. Ils se groupent entre eux, s'isolent ou se

pénètrent ; ils mêlent leurs aires respectives ; ils influent les uns sur les autres, soit pour envahir, soit pour lutter contre l'envahisseur et demeurer en possession du sol. — En dernier lieu, les changements physiques, les altérations ou les vicissitudes climatériques, les accidents géographiques et ceux qui tiennent au relief de la surface, tous ces phénomènes, organiques d'une part, phénomènes de milieu, de l'autre, réagissent mutuellement et de leur choc provient la végétation de chaque époque. Celle de notre temps, à ce point de vue, est une résultante de toutes les végétations précédentes et de l'action réunie de tous les phénomènes antérieurs. Il n'est pas une de nos régions botaniques, bien plus une de nos flores locales qui ne puisse offrir des traces appréciables des agissements du passé.

Notre travail, on le voit, ne saurait avoir rien de définitif à nos yeux, si ce n'est son plan et le sens des études qu'il résume ou qu'il peut provoquer. Il marquera du moins l'état auquel les recherches botaniques nous auront portés au moment où nous aurons pris la plume. La science des plantes a subi elle-même une évolution que dénotent fort clairement les tendances résumées dans la manière dont l'espèce est aujourd'hui considérée. Les notions nouvelles, moins systématiquement encadrées, obligeront sans doute à des explorations plus pénibles, mais aussi plus complètes. Les travaux sérieux demanderont des investigations et des documents que les plus riches herbiers sont loin de pouvoir fournir. Il s'agira d'étudier les organismes dans leur milieu, de les suivre dans leur développement et leur dispersion à travers le temps, comme à travers l'espace. Des voyages d'observation organisés en vue de l'examen raisonné des associations végétales actuelles, s'imposeront au même titre qu'une étude toujours plus active et approfondie des flores fossiles des divers pays. Les lacu-

nes si nombreuses que nous serons à même de constater au cours des pages qui suivent, nous inspirent le désir de voir cette marche s'accuser promptement et aboutir à d'heureux et féconds résultats.

Le présent, ainsi entendu, reste solidaire du passé et son histoire soulève à chaque instant d'immenses problèmes que nous aurons eu le mérite de laisser du moins pressentir. Notre tâche eût certainement excédé nos forces, si nous n'avions pris soin de la ramener aux proportions d'un faible essai. Il nous aura pourtant coûté des années de travail; nous n'hésitons pas à l'avouer. Cet aveu ne doit pas être séparé, dans notre pensée, de celui des secours dont nous sommes redevables à bien des savants, qui nous ont aidé de leurs conseils ou nous ont communiqué des documents. M. B. Renault a droit à la première mention : nous lui devons de précieux dessins de structure anatomique des plus anciens types phanérogamiques. — M. C. Grand'Eury a poursuivi à notre intention, dans les gisements de Saint-Etienne, une série de recherches dont plusieurs ont été couronnées de succès. — M. A. Gaudry, membre de l'Institut; M. le professeur Bureau, du Muséum de Paris; MM. Lesquereux, en Amérique; M. Dewal que, à Liège; M. Vilanova, à Madrid; M. J. Morière, à Caen; M. B. Rames, à Aurillac; M. de Rouville, à Montpellier; M. Lortet, à Lyon, etc., et d'autres ont répondu à notre appel en mettant à notre entière disposition des documents, les uns entièrement nouveaux, les autres destinés à servir de preuve à nos précédentes assertions et à les confirmer. Enfin M. le professeur Duchartre a bien voulu revoir les dernières épreuves, pour relever les erreurs involontaires qui nous auraient échappé : à tous nous renouvelons ici l'expression de notre gratitude et, ce qui vaut mieux, les remerciements de la science elle-même.

L'ÉVOLUTION

DES

PHANÉROGAMES

EXPOSÉ PRÉLIMINAIRE

En traçant, dans notre livre sur les Cryptogames, une esquisse générale de l'évolution du monde des plantes, nous avons inauguré l'étude particulière de ses divers stades et nous avons d'abord passé en revue les types qui semblent avoir conservé l'image des plus anciennes ébauches morphologiques de l'organisme végétal. Pour plus de clarté, nous résumerons ici quelques faits qui se dégagent nettement de ce premier travail. C'est un retour indispensable; non seulement il raccordera l'une à l'autre les deux parties de notre traité, mais il servira à en accentuer la signification.

Nous avons dit comment la vie végétale a trouvé ses origines au sein de la mer. Nous avons montré que les plantes primordiales s'étaient façonnées à l'aide de simples éléments cellulaires, parfois isolés, réunis le plus souvent en agrégats complexes. Les Algues, qui résultent de cette élaboration rudimentaire, nous représentent à elles seules toutes les différenciations morphologiques dont l'organisme végétal a été susceptible sous l'influence du milieu aquatique. Il existe sans doute d'autres

plantes d'eau que les Algues, certaines Mousses par exemple et plusieurs types de Cryptogames; des groupes entiers de Phanérogames, tels que les Najadées et les Nymphéacées, vivent totalement ou partiellement submergés, mais il est évident que ces familles ont fait retour au milieu primitif à la suite d'une vie terrestre plus ou moins longue dont elles gardent l'empreinte. En d'autres termes, les plantes d'eau, autres que les Algues, ne sont en réalité que des végétaux terrestres adaptés aux exigences de leur séjour actuel par une sorte de régression physiologique. Les caractères de leurs organes propres sont dus à des ancêtres qui les avaient acquis en dehors des eaux, et les modifications, qu'ils ont éprouvées par suite du nouveau régime, résultent d'une simple accommodation; elles n'ont rien de fondamental et ne présentent en définitive qu'une importance des plus faibles.

Ces réflexions font voir clairement que l'influence exclusive du milieu aquatique est demeurée incapable de provoquer dans l'organisme végétal des évolutions fécondes et reitérées. Nous ne méconnaissons pas la nature des différenciations dont les tissus constitutifs et les organes reproducteurs des Algues ont été le siège; nous les avons analysées précédemment, mais nous sommes forcés en même temps d'avouer que ce sont là des complications limitées aux proportions d'un cadre des plus restreints et, pour ainsi dire, « inadaptives »; en sorte que les résultats d'un semblable mouvement ne sauraient être opposés à ceux qui furent promptement réalisés, aussitôt que l'organisme végétal eut pris son essor vers la vie terrestre qui le sollicitait dans toutes les directions.

Il existe, à ce point de vue, une sorte d'antagonisme entre le monde des animaux et le monde des plantes. Le premier, plus plastique dans un sens, répondait dès l'origine à toutes les actions complexes du milieu marin, dans lequel il venait de naître. Cette différence physiologique entre la plante et l'animal primitifs tient uniquement, d'un côté, à la vie chlorophyl-

lienne opprimant l'activité sensitive du protoplasme, et, de l'autre, à l'exagération croissante de la sensibilité de ce protoplasme et au perfectionnement consécutif de la vie de relation. L'opposition fonctionnelle, qui s'est manifestée au point de départ, constitue à elle seule une raison suffisante des destinées contraires des deux règnes : l'un, celui des plantes, doit précocement céder à la tendance qui l'entraîne vers la vie aérienne; c'est par elle qu'il subira les impressions les plus actives et qu'il réalisera les différenciations les plus profondes; l'autre, celui des animaux, progressera en se ramifiant et se perfectionnant, sans abandonner pour cela son milieu primitif. — S'il laisse à divers moments quelques-uns de ses rameaux s'allonger pour quitter la souche et gagner le sol émergé, ce n'est là pour lui qu'un accident, un épisode dont l'importance ne se révélera que tardivement, alors que l'évolution de l'ensemble sera presque entièrement achevée.

Les Protozoaires sont tous aquatiques. Les Cœlentérés, qui nous représentent l'individualisation des premiers stades des animaux métazoaires, sont tous demeurés fidèles au milieu primitif. Les Cœlomates donnent lieu à des remarques analogues. S'il existe des Vers terrestres ou parasites d'animaux terrestres, on les rattache sans effort aux types marins ou des eaux douces. Le rôle des Mollusques pulmonés est insignifiant au point de vue morphologique. Les Arachnides, les Myriapodes et les Insectes semblent bien jouir d'une certaine importance systématique; mais, en définitive, les Arthropodes ont eu dans la mer leurs principales différenciations. Les Echinodermes et les Tuniciers sont tous marins et, jusqu'au moment où les Dipnéens se sont adaptés à une double respiration, l'évolution des Vertébrés a été entièrement aquatique. Un fait considérable s'offre immédiatement à notre esprit comme une conséquence naturelle de cette adaptation spéciale du règne animal. — Tout en étant le siège d'une foule de conditions biologiques dont l'énergie constante a dû correspondre sans cesse à l'impulsion interne

des organismes, le milieu marin a présenté constamment une uniformité d'action particulière dont la surface terrestre ne jouissait pas. C'est par là que les grands groupes d'animaux ont conservé, tout en se subdivisant, les traces de leurs origines et les représentants mêmes de leurs premiers stades. En zoologie, les données embryogéniques sont à chaque instant confirmées par les études systématiques, et la faune actuelle suffit bien à elle seule pour rétablir les traits principaux de l'arbre généalogique des animaux. Tous les types fondamentaux, tous les embranchements nous sont conservés. Ils ont tous leur point de départ dans la mer, de telle sorte que l'histoire des animaux marins suffit pour nous dévoiler les plans organiques essentiels de l'animalité. Mais le spectacle change si, descendant des grands types d'embranchement, nous ne considérons plus que les groupes secondaires, les classes, par exemple, dont les représentants, tout en gardant le cachet de leur origine, ont dû s'adapter à un moment donné aux conditions de la vie aérienne. Immédiatement, nous sommes frappés par une curieuse particularité et nous constatons que les liens nous font défaut, dans la nature actuelle, pour rejoindre sans interruption ces animaux à la souche antérieure dont ils se sont détachés. Les Arachnides, les Insectes et les Myriapodes, malgré l'existence des Mérostomates marins, ne nous laissent pas découvrir leurs stades originaires et nous sommes forcément réduits, pour nous éclairer, à invoquer l'espoir des recherches paléontologiques futures. Les hiatus s'offrent à chaque instant aussitôt que l'on interroge les séries juxtaposées des Vertébrés terrestres. Comment rattacher aux Mammifères les Batraciens, les Reptiles et les Oiseaux, si nous n'avons recours à tous les types éteints, Batraciens-Reptiles, Reptiles-Oiseaux, Reptiles-Mammifères, dont les uns nous sont déjà rendus par la paléontologie et dont les autres viendront quelque jour justifier les prévisions des transformistes.

Là pourtant, il nous est donné de saisir un phénomène des plus saillants et dont la signification ne doit pas nous échapper :

la vie animale ne s'est adaptée à la vie terrestre que par l'intermédiaire de groupes organiques de second ordre, c'est-à-dire faisant partie d'embranchements déjà existant; mais aussitôt que cette adaptation a été effectuée, les types par lesquels elle se réalisait ont subi de fréquentes extinctions, que les groupes demeurés aquatiques ont au contraire généralement évitées, à la faveur de cette uniformité du milieu dont nous avons plus haut établi les effets. Ces extinctions, nous le répétons, n'ont porté, dans le règne animal, que sur des types d'une valeur systématique subordonnée et jamais sur des embranchements. Ce sont là des données qui éclairent d'un jour particulier l'évolution du monde des plantes. Que de troubles effectivement ont dû éprouver à la longue les destinées de ces êtres qui dès l'origine, quittant les eaux marines, se répandirent presque exclusivement sur le sol émergé et y subirent leurs plus importantes différenciations organiques ! Obéissant, dans ce nouveau milieu, à des lois identiques à celles qui décimèrent les animaux terrestres, les plantes ne progressèrent dans leur voie évolutive qu'en éprouvant des extinctions réitérées. Les extinctions, à mesure qu'elles se produisaient, atteignaient en définitive des types organiques d'un rang élevé, auxquels nous n'hésiterions pas à attribuer, s'il nous était donné de les connaître en détail, une valeur d'embranchement ou de grande classe. Il est clair qu'au terme de cette longue série d'accidents éliminatoires, la flore vivante nous est parvenue très appauvrie. En tenant compte par la pensée de l'ensemble des types successifs qui ont peuplé le globe, on verra qu'elle ne comprend guère actuellement que des groupes disjoints, essentiellement inégaux, les uns exubérants, les autres frappés de déclin et combinés dans des proportions très différentes de celles qui prévalurent anciennement.

Ces particularités ont-elles été bien saisies? — Nous ne le pensons pas. Il faut le dire; dans l'ignorance ou le dédain du passé dont on a fait si longtemps profession, les masses touffues des plantes monocotylées et dicotylées, placées en face

des botanistes classificateurs, ont formé un épais rideau masquant à leurs yeux la foule éparse des végétaux primitifs. — N'avons-nous pas vu des types aussi tranchés que les Lycopodinées, les Fougères, les Cycadées, les Conifères, les Gnétacées, être mis au rang de simples familles, au même titre que celles des Celtidées et des Ulmacées, des Verbénacées et des Labiées, des Liliacées et des Asparaginées? — Il est vrai que, sous l'influence des travaux embryogéniques, des idées plus justes ont fini par pénétrer dans la science. On a su reconnaître l'importance de l'état gymnospermique ou « archispermique ». La gradation, qui rattache aux Cryptogames vasculaires à prothalle externe les Archispermes elles-mêmes, est maintenant admise par la science; mais ces données suffisent-elles pour mettre en parfait équilibre les classifications botaniques? La réponse ne saurait être que négative. — Nous le répétons, le monde végétal actuel n'est qu'un reste échappé aux révolutions antérieures, une souche dont bien des branches ont péri, ou se sont amoindries, tandis que d'autres, adventives et longtemps subordonnées, prenaient une extension acquise aux dépens de leurs devancières. Les proportions et les combinaisons ont ainsi changé à plusieurs reprises; l'ordre premier a été renversé, et ce qui était obscur et faible à l'origine est devenu plus tard prépondérant. Il faut donc nécessairement, au risque d'être entraîné dans l'erreur, tenir compte du passé, même dans l'appréciation du présent, lorsqu'il est question du monde des plantes. A plus forte raison, faut-il reporter le regard en arrière dès qu'il s'agit d'établir le développement historique du règne végétal. Son état moderne est loin de donner la mesure de ce qu'il a été dans d'autres périodes, et, comme il conserve les épaves des anciens âges, il faut bien restituer à ces résidus la signification qu'ils avaient, alors que faisant partie d'un ensemble différent du nôtre, ils jouaient aussi un rôle distinct de celui qui leur est maintenant dévolu. Leur temps de prédominance s'étant écoulé, ils se trouvent subordonnés à la foule compacte des types plus jeunes.

Ceux-ci résultent du dédoublement de races en réalité secondaires, mais dont la variabilité a persisté davantage. En un mot, ce sont des produits plus récents de l'organisme végétal, continuant à répondre par des modifications partielles à l'ébranlement des influences extérieures. On conçoit qu'après s'être porté à l'origine sur les organes les plus essentiels, le mouvement évolutif, les premières transformations une fois réalisées, n'ait donné naissance par la suite qu'à des différenciations d'un ordre moins élevé, intéressant la morphologie des parties accessoires. Ces conséquences sont forcées : considéré de haut, le monde végétal ressemble à un peuple, au sein duquel se seraient succédé plusieurs races, ayant eu chacune leur jour de puissance, jusqu'à ce que l'une d'elles, se multipliant outre mesure, eût évincé et subordonné toutes les autres, après en avoir exterminé la majeure partie.

Le botaniste, qui voudrait écrire l'histoire des plantes, n'ayant sous les yeux que les seuls types des flores actuelles, ressemblerait au zoologiste qui, prétendant tracer l'image complète du monde animal, décrirait, d'une part, les Protozoaires et les Cœlentérés, et morcellerait ensuite en une multitude de familles les seuls animaux terrestres : Insectes, Arachnides, Myriapodes, Reptiles, Oiseaux et Mammifères. Ne voit-on pas que l'on mettrait ainsi de côté des classes entières d'êtres marins qui comblent l'intervalle et servent à expliquer les termes gradués au moyen desquels l'animalité, d'abord purement aquatique, s'est ensuite adaptée à la vie aérienne.

Nous venons de justifier le rôle prépondérant et l'importance systématique que nous attribuons aux types botaniques éteints. De plus longues dissertations seraient superflues. Nous avons la conviction de faire œuvre utile aux progrès de la science que nous aimons, en tentant de donner aux associations d'êtres qu'elle a pour objet, des proportions mieux en rapport avec ce qui nous semble la réalité. Les zoologistes ont déjà tiré un certain parti de la paléontologie ; ils prévoient, pour ainsi dire, les

découvertes que cette science doit amener. Ces découvertes n'auront pas cependant pour résultat de modifier notablement les classifications animales, telles qu'elles sont, dès maintenant, arrêtées dans leurs lignes principales. Le cas n'est plus le même pour la Botanique. Elle est en droit d'attendre une vive impulsion de la science des plantes fossiles. Cette science est récente, difficile et lente dans ses progrès, comme dans ses procédés; elle marche cependant et elle saura conquérir peu à peu la faveur des analystes.

CHAPITRE PREMIER

STADE PROGYMNOSPERMIQUE

Les Sigillarinées. — Les Poroxylées. — Les Calamodendrées. — Les graines fossiles silicifiées.

L'étude de l'évolution des Cryptogames, exposée dans un volume précédent, a montré que les principales différenciations de cette catégorie de végétaux avaient leur raison d'être dans une division de plus en plus prononcée du travail organique. En effet, chez les plantes élémentaires ou « Protophytes », les fonctions les plus diverses se trouvent, pour ainsi dire, associées et confondues. Les cellules purement végétatives ne se distinguent ni par leur position, ni par leur structure propre, de celles qui sont affectées à la propagation, et les organes reproducteurs n'ont encore rien de rigoureusement localisé. Il existe dès lors cependant plusieurs modes ou procédés de reproduction, les uns agames, les autres sexués ou par conjugation; mais ces divers procédés peuvent se suppléer, ou encore se trouver réunis dans toutes les régions d'un même agrégat cellulaire ou individu végétal défini. C'est là le point de départ incontestable de tout le règne; l'évolution est venue ensuite accomplir son œuvre, c'est-à-dire opérer la spécialisation des éléments originairement confondus et le végétal, devenu « métaphyte », a cessé de présenter des cellules susceptibles de se prêter indifféremment à tous les actes de la vie organique. C'est ainsi que les fonctions n'ont pas tardé à se localiser; de là, l'existence, même chez les « Protophytes » d'un rang tant soit peu élevé, de cellules reproductrices distribuées dans un

ordre et à des places déterminés; de là encore la distinction et la séparation de deux états reproducteurs, l'un agame, l'autre sexué; — de là enfin, chez les Métaphytes, l'apparition de deux appareils antagonistes, l'un purement végétatif et incapable d'une autre reproduction que la multiplication par agamie, autrement dite par spores; l'autre voué exclusivement à la propagation sexuée : le premier représenté par le sporogone, le second par le prothalle. La division du travail organique ainsi établie chez les moins parfaites des « Métaphytes » a dû aller en s'accentuant et, par une marche continue, aboutir enfin à la disposition, on serait tenté de le dire, la plus ingénieuse.

Ainsi dégagés et agissant à la fois dans deux directions parallèles, sans plus jamais se confondre, les deux appareils poursuivent sans trêve leur développement respectif. Ce sont deux phases juxtaposées, pouvant se succéder, se toucher et même rester dans une mutuelle dépendance. La phase végétative, agame ou sporogonienne, acquiert donc à la longue tout ce qui était de nature à accroître la force, l'étendue et la complexité des organes purement nutritifs; elle tend en un mot vers une culmination qui réalise les combinaisons les plus avantageuses dont l'être phytique était susceptible à ce seul point de vue. — De son côté, la phase reproductrice sexuée, loin de demeurer stationnaire, ne cesse d'accomplir de nouveaux progrès, et le plus considérable de tous consiste pour elle à devenir de plus en plus exclusive. De même que le sporogone s'est constitué par l'élimination des parties sexuées, de même le prothalle s'amoindrit dans ses parties végétatives, se montre fugace, puis rudimentaire. Son rôle se restreint bientôt à la seule production des éléments sexués, et cela au moyen de leur apparition hâtive, par l'atténuation graduelle des parties accessoires, enfin par la séparation des sexes placés désormais sur des prothalles ou supports différents.

Le progrès dans cette même direction ne s'est pas arrêté à ce stade; il a amené, comme une conséquence dernière, après l'atténuation, l'effacement des cellules purement végétatives du prothalle et finalement la perte de son indépendance, en tant qu'organe distinct. C'est ainsi que le prothalle, ne quittant plus la spore d'où il sortait à l'origine, a dû rester inclus et se confondre

avec l'endospore en puisant dans celle-ci les éléments de sa courte existence. De cette façon, l'union intime de la spore et du prothalle sexué marque l'apparition d'une nouvelle phase, phase exclusivement reproductrice, qui opère la réunion de la spore et des sexes, tout en maintenant la séparation de ces derniers sur des supports distincts. Cette phase amène en même temps la formation de la fleur, c'est-à-dire le rapprochement ou le groupement des organes sexuels, ainsi transformés, sur un appareil dont les éléments consécutifs et les parties accessoires se trouvent forcément empruntés aux appendices purement végétatifs détournés de leur rôle et plus ou moins modifiés. On voit que dans cette dernière phase l'appareil reproducteur, privé de toute indépendance par l'élimination absolue des derniers éléments phytiques qui lui étaient propres, emprunte et utilise à son profit des organes élaborés par la phase végétative agame et ainsi, en définitive, les deux phases, après être devenues aussi distinctes que possible, arrivent par la force même des choses à contracter une connexion nouvelle, l'une d'elles se trouvant placée dans une étroite dépendance de l'autre, après avoir perdu toute possibilité d'une vie séparée. — Telle est en résumé l'économie du double mouvement organique, dont les Phanérogames doivent être regardés comme l'expression suprême. Conçues d'une façon générale, les plantes désignées sous ce nom ne sont en réalité que des Cryptogames à spores différenciées et à prothalles totalement inclus, aussi bien dans la macrospore autrement dit sac embryonnaire, que dans la microspore ou grain de pollen. Celle-ci se détache seule du sporange pour aller féconder la macrospore, tandis que cette dernière, solitaire dans chaque macrosporange ou « ovule », ne s'en détache pas et germe sur place, en ne développant au plus qu'un prothalle rudimentaire dont les vestiges achèvent de disparaître chez les plus parfaites des Phanérogames ou « Angiospermes ». Nous avons antérieurement développé les détails caractéristiques de cette marche assez au long pour n'avoir pas à y revenir, mais il nous faut insister sur les degrés successifs qu'elle a dû franchir et aussi sur la méthode à employer pour l'apprécier et la définir.

Il ne s'agit plus maintenant, hâtons-nous de le rappeler, de végétaux assez inférieurs ni assez simples de structure pour

avoir survécu sans trop de peine aux événements du passé, de manière à se trouver encore représentés sous nos yeux par des formes étroitement liées à celles que l'on observe dans les anciens âges. Il en était ainsi, remarquons-le, lorsqu'il était question des Equisétinées, des Fougères et des Lycopodinées, et dans ce cas, l'étude directe des types actuels de chacun de ces groupes a pu nous aider à déterminer le sens et la portée des phénomènes d'autrefois, par le rapprochement que nous avons fait de leurs organes avec ceux des Protophytes ou plantes élémentaires au moyen desquelles nous avions obtenu le point de départ de tout le règne. C'était une liaison continue, un enchaînement dont nous définissions aisément tous les termes. Au contraire, les Phanérogames les plus élémentaires, aussi bien que les plus parfaites, sont toutes en réalité des plantes supérieures, bien que d'une supériorité relative et sensiblement inégale, dès que l'on s'avise de les comparer entre elles. Prises en masses, elles ont dû revêtir les caractères qu'elles possèdent en commun à une époque des plus reculées, et les plantes chez lesquelles ces caractères se manifestèrent pour la première fois, avaient certainement atteint un degré de complexité organique qui les plaçait au niveau des Cryptogames les plus élevées, particulièrement des Lépidodendrées. L'intervalle à franchir pour qu'une Cryptogame ait acquis, à un moment donné, la structure phanérogamique, ce pas évolutif, si important qu'il paraisse, si l'on s'attache aux conséquences qu'il a entraînées, n'a été par lui-même que faiblement marqué, et l'on est en droit d'avancer qu'entre les plantes devenues phanérogamiques et celles, comme les Lépidodendrées, qui n'ont jamais cessé d'appartenir aux Cryptogames, la différence selon toute apparence a dû être très peu considérable à l'origine. Nous ajouterons ceci que la distance entre les deux catégories a du être franchie, non seulement de bonne heure, mais rapidement, en sorte que parmi les Cryptogames à spores différenciées et à prothalles rudimentaires, une section dut acquérir promptement le double caractère qui la sépara dès lors et pour jamais des autres Cryptogames hétérosporées : nous voulons dire, d'une part, la macrospore solitaire fixée et germant sur place dans chaque macrosporange, avec un prothalle complètement inclus, et, d'autre part, la microspore dont l'anthéridie, au lieu de donner naissance aux cellules mères des anthérozoï-

des, se transforme en une expansion vésiculaire dont le protoplasme demeure diffluent.

Ce sont là les caractères distinctifs des vraies Phanérogames et l'on conçoit que des plantes primitivement cryptogames les aient revêtus par degrés successifs et avec des nuances différentielles plus ou moins prononcées. Il a donc pu exister originairement des plantes « imparfaitement phanérogamiques », c'est-à-dire ne présentant que l'un ou l'autre des caractères énumérés ou ne présentant que partiellement chacun d'eux. La pensée d'une marche semblable n'a rien d'improbable par elle-même et certains indices, comme nous allons le voir, sont de nature à en faire admettre la réalité.

En tous cas, les plantes dont les grains de pollen pénètrent en vue de la fécondation dans une macrospore solitaire, germant sur place et à prothalle inclus, ces plantes sont des Phanérogames ou tout au moins elles sont en train de le devenir. Ce sont en même temps des « Gymnospermes », puisque chez elles le macrosporange ou ovule n'est pas encore renfermé dans une feuille modifiée pour lui servir de tégument protecteur. Mais les Gymnospermes, que nous avons à signaler avant tout, sont les plus anciennes de leur classe, celles qui sont à la fois les plus rapprochées de la souche cryptogamique d'où elles proviennent et les moins arrêtées dans leurs traits définitifs, en un mot les similaires de celles d'où les Angiospermes ont dû plus tard émerger.

Il existe donc trois degrés successifs ou stades (sans compter les degrés intermédiaires) servant à combler la distance qui sépare les Cryptogames les plus élevées ou Hétérosporées des Angiospermes. Le premier de ces stades sera pour nous le stade « progymnospermique ». Il comprend des Gymnospermes primitives conservant plusieurs traits décisifs de leur organisation antérieure, assez flottantes, assez variées, assez susceptibles de transformation organique pour avoir donné naissance à plusieurs stades ultérieurs et parallèlement développés. Non seulement certains types anciens se sont arrêtés à ce premier état et après l'avoir atteint ne l'ont jamais dépassé; mais d'autres l'ont nécessairement traversé pour s'avancer au delà. Parmi ceux-ci, les uns se fixèrent au stade subséquent, éprouvant des modifications très diverses, tout en conservant l'organisation gymnosper-

mique. Ces derniers végétaux sont principalement représentés sous nos yeux par les Conifères; ils sont l'expression d'une évolution particulière des plus remarquables et constituent les Gymnospermes propres, qui, une fois caractérisées, ne se prêtèrent plus à une évolution ultérieure, sauf en ce qui concerne les détails secondaires de leur organisation. D'autres enfin se modifièrent plus profondément. Les combinaisons organiques dont ces derniers offrent l'exemple s'éloignent réellement de celles qui caractérisent les Gymnospermes propres, pour les rapprocher plus ou moins des Angiospermes auxquelles ils confinent sans se confondre pourtant avec elles. Ce seront pour nous les « Métagymnospermes » et celles-ci nous feront voir comment les Angiospermes ont dû elles-mêmes se former à l'aide d'une transformation organique plus féconde, plus complète, plus lente à s'accomplir et à produire ses dernières conséquences, mais du même ordre pourtant que celle à laquelle nous devons les Métagymnospermes. Après avoir examiné ces dernières nous serons naturellement amenés à l'étude des origines même des Angiospermes que nous aborderons avec le stade « proangiospermique ».

On voit par ce qui vient d'être dit que si les végétaux que caractérisèrent pour la première fois un prothalle inclus et un procédé fécondateur dépourvu d'anthérozoïdes, obtinrent ensuite une supériorité incontestable sur toutes les autres plantes, ce n'est pourtant que graduellement qu'ils parvinrent au stade phanérogamique. Tous n'ont pas également franchi la frontière limitrophe ni gravi les mêmes échelons; les uns se sont arrêtés plus tôt, à des termes inférieurs et relativement imparfaits de la série. Ce sont les Progymnospermes, et après elles les Gymnospermes ont eu leur point d'arrêt; tandis que plus haut et plus loin, d'autres types ont atteint un ou plusieurs degrés de plus de complication organique : ce sont les Métagymnospermes. Enfin, au-dessus même de ces dernières, viennent se placer les plus élevées des Phanérogames, les Angiospermes. — Il existe, on peut le dire, des étapes véritables conduisant des Cryptogames hétérosporées aux premières ébauches phanérogamiques, et ces ébauches, forcément nombreuses et différenciées, correspondent à autant de plans de structure qui eurent autrefois leur raison d'être et qui obtinrent un rôle considérable, bien que transitoire, avant de s'effacer devant les Phanérogames propre-

ment dites, définitivement constituées, celles-là seules que nous ayons encore sous les yeux.

Ce sont ces états primitifs et depuis longtemps éliminés que nous voulons considérer ici, avant de franchir un degré de plus et d'arriver aux Gymnospermes vraies et aux moins parfaites même de ces Gymnospermes, qui sont les Cycadécs. Les observations les plus récentes dues à divers savants, principalement à M. B. Renault, sur certains types de la flore paléozoïque, nous fourniront les éléments de cette étude. En effet, dès qu'il s'agit d'analyser des combinaisons de structure établissant le passage entre les deux embranchements principaux du règne végétal, c'est à une époque des plus reculées qu'il faut nécessairement s'adresser. Dans l'âge paléozoïque et lors des temps carbonifères, la distinction entre les Cryptogames et les Phanérogames existait déjà; mais l'intervalle entre les deux catégories se trouvait comblé en partie par un certain nombre de types sensiblement plus rapprochés que nos Gymnospermes actuelles des Cryptogames, dont ils gardaient encore bien des traits. Ces types ont des droits évidents à notre attention, et bien qu'ils ne soient encore qu'imparfaitement connus, bien qu'ils ne nous découvrent pas le passage lui-même, leur étude nous mettra sur la voie du procédé au moyen duquel ce passage a dû autrefois s'opérer, dans une phase des plus lointaines de l'évolution du monde des plantes.

Les types dont il est question et qui, n'étant plus réellement Cryptogames, n'étaient cependant pas des Gymnospermes aussi nettement définies que celles du stade subséquent, occupaient une place considérable au sein de la flore carbonifère; mais comme il n'existe plus de représentant direct de ces types, sauf les seules Cycadées qui reproduisent partiellement les traits de leur structure anatomique, et que d'ailleurs il ne nous a été donné de les reconstruire que d'une manière incomplète, soit à l'aide de leur morphologie extérieure, soit par l'observation de leurs tiges ou de leurs organes reproducteurs, il n'y a rien de surprenant à ce que ces types aient été souvent ballottés d'un embranchement à l'autre, rejetés parmi les Cryptogames par les uns, réunis aux Phanérogames par les autres. Les traits mixtes et prototypiques qui distinguent ces plantes expliquent cette hésitation que la découverte des divers organes caractéristiques serait seule de nature à faire cesser.

Aux yeux de ceux qui admettent l'évolution, les Phanérogames primitives, moins écartées que celles qui leur succédèrent de la tige mère cryptogamique, devaient retenir à ce titre plusieurs traits caractéristiques entièrement effacés chez leurs collatéraux plus modernes. Des cousins issus de germains peuvent, on le conçoit, être pris plus aisément pour des frères que des parents déjà éloignés, bien que relevant toujours de la même souche. C'est pour cela qu'une confusion, difficile à éviter et qui commence à peine à se dissiper, a longtemps obscurci les notions relatives à la plupart des types carbonifères qui appartiennent en réalité au stade que nous considérons. Leurs tiges, étudiées au point de vue de la structure anatomique, les ont fait assimiler soit aux Lépidodendrées, soit aux Calamariées, ainsi que cela est arrivé aux Sigillaires, d'une part, et, de l'autre, aux Calamodendrées. Dans d'autres cas, en observant leurs feuilles à l'état d'empreintes, on a cru reconnaître en elles des Filicinés; c'est ce qui a eu lieu pour les *Dolerophyllum*, les *Psigmophyllum* et les *Cannophyllitées*. Ces erreurs d'attribution provenaient de ce que l'on avait découvert et examiné tantôt des tiges dépourvues de rameaux ou d'organes fructificateurs, tantôt des feuilles isolées de leurs tiges qui demeuraient inconnues. Les organes reproducteurs, particulièrement les graines de ces mêmes tiges, qui auraient été susceptibles de faire découvrir leur nature véritable, ont dû presque toujours être examinés séparément; ceux des Sigillaires sont encore énigmatiques et des plantes que nous rattachons à notre stade progymnospermique, nous ne voyons guère que les Cordaïtées dont toutes les parties aient été successivement analysées avec assez de précision pour permettre de leur assigner une place déterminée et incontestable. Il en est de même, il est vrai, des Cycadées à cause de la comparaison rendue possible de leurs anciennes formes avec celles du monde actuel. Mais ces deux groupes, il faut bien l'avouer, sont justement ceux qui s'écartent le plus des Progymnospermes proprement dites, au-dessus desquelles les élèvent plusieurs traits décisifs qui les rattachent à un stade plus avancé et à une catégorie végétale plus élaborée que celle dont il est maintenant question.

C'est donc pour nous une nécessité, si nous voulons remonter aussi loin que possible vers le berceau de la grande série phané-

rogamique, à défaut d'un type dont il nous soit donné de posséder tous les organes, de prendre un point de départ conventionnel en choisissant le moins incertain, le plus susceptible de nous présenter des caractères essentiels et de nous dévoiler le sens intime de l'évolution d'où sortirent jadis les premières plantes du nouvel embranchement; ce point de départ nous sera fourni par la tige considérée dans son plan de structure anatomique, et cela par la raison bien simple qu'un bon nombre de tiges de l'âge carbonifère, que leurs organes reproducteurs ou appendiculaires aient été découverts ou soient encore à chercher, ont été décrites avec autant d'exactitude que s'il s'agissait de tiges encore vivantes. La structure caulinaire des Cryptogames paléozoïques les plus élevées, nous voulons parler des Lépidodendrées, étant connue, nous obtiendrons, dans une double direction, des éléments comparatifs d'une valeur incontestable. La voie ainsi ouverte ne nous en ferme d'ailleurs aucune autre et nous restons libres, après avoir insisté sur la structure anatomique des tiges, de recourir à d'autres moyens d'investigation en invoquant soit la morphologie extérieure, soit les organes reproducteurs. Ces derniers se trouvent parfois en connexion avec les tiges elles-mêmes, comme chez les Cordaïtées et les Dolérophyllées, mais le plus souvent ils doivent être considérés séparément, abstraction faite des tiges et des feuilles, encore à découvrir.

Notre marche se trouve donc toute tracée et les éléments de notre étude se rangent très naturellement sous trois chefs qui répondent à autant de catégories de documents :

1° — Les types caulinaires considérés au point de vue de leur structure anatomique;

2° — La morphologie des organes végétatifs et des parties appendiculaires des anciennes plantes;

3° — Les notions relevant des organes reproducteurs de l'un et l'autre sexe et de l'appareil qui leur servait de support.

Sous le premier chef, il faut ranger les tiges des Sigillarinées et les Stigmariées qui représentent leur appareil radiculaire; il faut ranger encore les Poroxylées et Cycadoxylées, ainsi que les tiges des Cordaïtées, réunies par M. B. Renault sous la formule générale de « Diploxylées »; enfin on doit également y ramener les Calamodendrées comprenant les *Calamodendron* et *Arthropitys*.

De tous ces types caulinaires, les Sigillarinées et les Cordaïtées sont les seules dont l'aspect extérieur, les rameaux et les feuilles nous soient en même temps connus. Il convient donc, à ce titre, de ranger l'un et l'autre de ces groupes sous le deuxième chef, en leur adjoignant les Dolérophyllées, les Salisburiées prototypiques ou Psygmophyllées et enfin les Cannophyllitées, puis en dernier lieu les *Bornia* et les *Bryon* dont les feuilles et les rameaux ont été signalés, mais dont, au contraire des Calamodendrées, nous ignorons jusqu'ici la structure caulinaire.

Enfin, sous le troisième chef il importe de réunir non seulement les organes reproducteurs des Cordaïtées, mais encore le peu que l'on sait des parties fructifiées des Sigillarinées, ce que l'on a pu saisir des appareils soit mâles, soit femelles des Dolérophyllées et enfin tous les organes si nombreux, mais d'attribution encore incertaine, représentés par les corpuscules polliniques et les graines de toute provenance, convertis en silice et recueillis sur divers points du terrain carbonifère. Plusieurs savants, principalement MM. Ad. Brongniart et B. Renault, ont signalé l'importance de ces précieux documents, qu'ils ont analysés et décrits dans le cours des dix dernières années.

Tels sont les matériaux mis à notre disposition par la science; nous en userons sans nous astreindre rigoureusement à l'ordre dans lequel nous venons de les distribuer; c'est par eux que nous essayerons de reconstruire le stade progymnospermique.

Considérons en premier lieu les Lépidodendrées, sans revenir pourtant sur tous les détails précédemment exposés [1]. Nous reconnaissons en elles le type le plus élevé que les Cryptogames hétérosporées aient jamais présenté. Toutes les parties de ces végétaux nous sont connues, aussi bien leur port extérieur que la structure intime soit de leur appareil reproducteur, soit de leur tige étudiée à divers degrés de développement. Nous savons que les Lépidodendrées, malgré leur extrême perfection, étaient réellement des Lycopodinées hétérosporées. Non seulement leurs sporangiocarpes sont venus jusqu'à nous, mais l'analyse microscopique nous a donné la structure de leurs sporanges, leur mode de déhiscence, ainsi que la conformation des microspores et des macrospores, ayant chacune leur sporange

1. Voy. *Évolution des Cryptogames*, p. 187 et suiv.

particulier. M. B. Renault est allé plus loin, il a figuré dernièrement [1] plusieurs microspores tétraédriques, à angles fortement accusés, du *Lepidodendron rhodumnense* B. R. qui ressemblent tout à fait à celle des Sélaginellées; leur plus grand diamètre mesure environ un dixième de millimètre. Les macrospores de cette es-

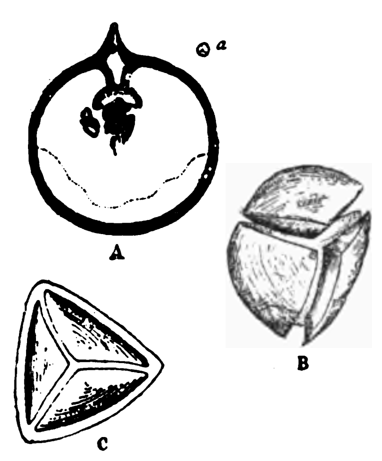


Fig. 1. — Macrospore et microspores du *Lepidodendron rhodumnense* (B. Renault). — A, macrospore grossie environ vingt fois, montrant à la périphérie une enveloppe résistante et, au sommet, un petit canal donnant accès aux microspores. On distingue à l'intérieur quelques résidus du tissu endosporique et, à l'extérieur, en *a*, la microspore vue isolément sous le même grossissement. — B, groupe de trois microspores à demi cohérentes; la quatrième, qui forme avec celles-ci la tétrade, est cachée sous les trois autres. — C, une microspore isolée grossie environ cent fois.

pèce figurées par le même savant ont une largeur diamétrale huit fois plus grande; elles sont surmontées d'une ouverture conique en forme de canal, communiquant avec une cavité intérieure; et l'habile observateur a rencontré une fois une microspore engagée dans ce canal, peut-être destiné à mettre l'organe mâle en rapport avec un prothalle inclus par l'intermédiaire de la cavité qui serait alors comparable à la chambre pollinique des graines de Progymnospermes. A l'intérieur de la macrospore, d'après la figure grossie du mémoire de M. B. Renault [2], on voit distinctement sous le tégument extérieur ou exospore une membrane endosporique finement cellulaire qui renferme une formation,

1. *Structure comparée de quelques tiges de la Flore carbonifère* (*Nouvelles archives du Muséum*, 2e série, t. II, p. 253, pl. 10, fig. 17).
2. *Ibid.*, pl. 10, fig. 19.

dont les éléments se présentent sous l'aspect de corps ovales nucléolaires, cellules mères encore libres qui paraissent répondre à un prothalle inclus en voie d'organisation. L'analogie de cette structure avec ce qui se produit à l'intérieur de la macrospore des *Isoetes*, au moment de la germination, ne saurait échapper; mais le canal et la cavité destinés, à ce qu'il semble, à recevoir les microspores dénoteraient chez les Lépidodendrées ou chez quelques-unes d'entre elles un degré supérieur de perfectionnement organique, inconnu chez les Sélaginellées comme chez les Isoétées de nos jours, et marquant un pas de plus vers les Phanérogames.

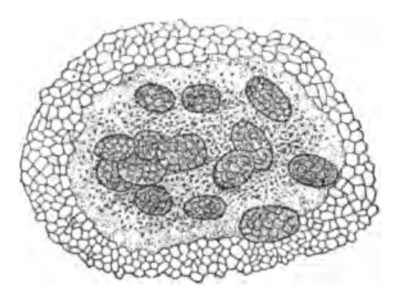


Fig. 2. — *Coupe transversale du tissu intérieur d'une macrospore du même type, observée sous un grossissement de cent fois.* — On distingue sur le pourtour une membrane intérieure par rapport au tégument coriace qui sert de coque, non figuré ici, et en dedans des cellules mères à différents états de développement, sur le point de donner naissance à un prothalle inclus (d'après M. B. Renault).

Cette même perfection relative se retrouve dans les tiges. Bien qu'elles présentent une assez grande variété de structure et que l'on ne puisse se flatter de les connaître toutes, il est cependant facile de ramener celles qui ont été décrites jusqu'à présent à un même plan organique. Au centre, se montre une région fibro-vasculaire, non susceptible d'accroissement secondaire, les gros éléments étant toujours intérieurs et les éléments d'un plus faible diamètre, rayés ou spiralés, se trouvant disposés à la périphérie de la région. C'est de cette périphérie que se détachent constamment les cordons vasculaires qui se portent aux feuilles. Autour et en dehors de la région fibreuse se place une zone lacunaire, formée de cellules étoilées, circonscrivant des espaces vides. Cette zone délicate a été presque toujours détruite; on la retrouve avec un moindre développement dans les Sélaginellées. Enfin, plus extérieurement, s'étend la région de l'écorce,

siège des principaux phénomènes d'accroissement secondaire, auxquels les anciennes tiges devaient leur extension en diamètre et leur solidité. La partie vasculaire centrale n'offrait jamais qu'un développement des plus limités. Dans la région corticale

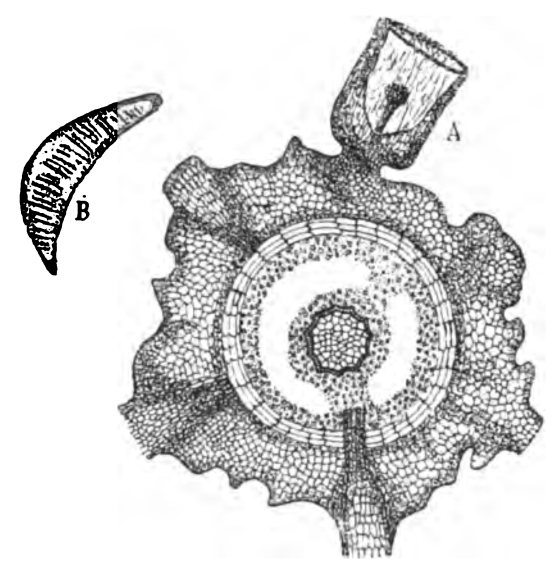


Fig. 3. — Type caulinaire du *Lepidodendron rhodumnense* (B. Ren.). — Coupe transversale d'un jeune rameau grossi environ huit fois; on voit au centre un axe entièrement vasculaire, formé de vaisseaux scalariformes; cette région centrale est cernée par un anneau périphérique dont les saillies répondent à l'émission des faisceaux vasculaires qui se rendent aux feuilles. L'espace situé entre l'axe ligneux et l'écorce se trouve occupé par une zone de tissu lacunaire à moitié détruit. Plus en dehors, s'étend l'écorce dont la couche interne est formée de cellules à section rectangulaire, régulièrement disposées; cette région est destinée à prendre un accroissement considérable. — En A, on distingue un faisceau vasculaire, parcourant l'écorce presque horizontalement et se dirigeant vers une feuille dont la section traverse la base; en B, la section d'une feuille isolée.

au contraire, on remarque une succession de bandes cellulaires repliées, plus denses et formant réseau, de manière à circonscrire un tissu parenchymateux plus lâche. Tous les auteurs s'accordent à reconnaître le rapport de structure qui existe entre cette région et celle qui jouait le même rôle et occupait la même place dans les tiges de Sigillaires.

La région centrale des Lépidodendrées est susceptible de varier dans une assez large mesure, mais elle conserve toujours la disposition relative de ses éléments vasculaires. C'est ainsi

que M. B. Renault distingue trois types caulinaires de Lépidodendrées :

Dans le premier (*L. rhodumnense* B. R.), le centre de la tige est occupé par un cylindre fibro-vasculaire unique et plein, qui comprend des vaisseaux scalariformes d'un diamètre plus considérable au milieu, et d'autres plus étroits vers la périphérie.

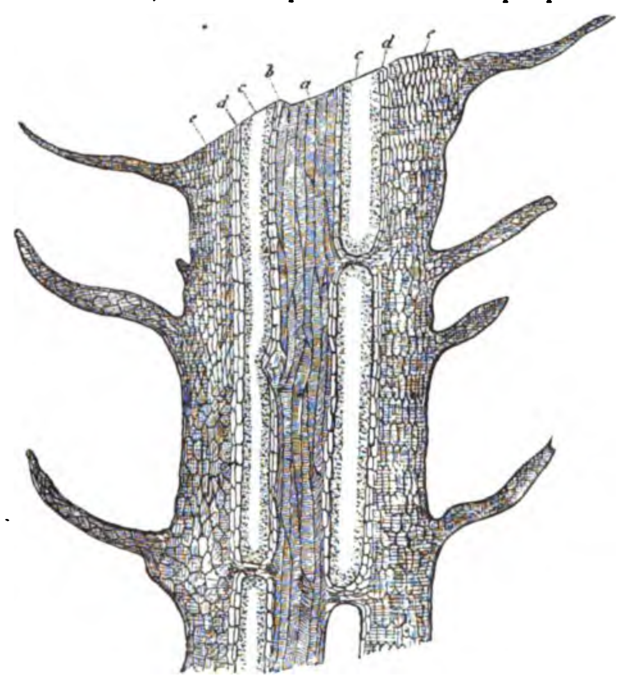


Fig. 4. — Coupe longitudinale du même rameau de *Lepidodendron rhodumnense* (même grossissement). — On voit, en *a*, l'axe ligneux complètement vasculaire ; en *b*, la gaine protectrice du faisceau ; en *c*, l'espace occupé par le parenchyme lacuneux étoilé ; en *d*, la couche cellulaire formant la partie la plus intérieure de l'écorce ; en *e*, la région corticale, prosenchymateuse. La zone *c* est traversée çà et là par des faisceaux se rendant aux feuilles, dont on observe quelques-unes sur les deux côtés du rameau (d'après M. B. Renault).

Dans le deuxième type (*L. Harcourtii* With.), le cylindre ligneux, toujours composé d'éléments scalariformes dont le diamètre décroît de l'intérieur à la périphérie, constitue un « anneau » entourant une moelle, dont les cellules sont sensiblement allongées dans le sens de la hauteur et appliquées l'une contre l'autre par leur extrémité amincie en biseau.

Enfin, dans le troisième type représenté par le *Lepidodendron Jutieri* B. R., la région fibreuse, au lieu de former un

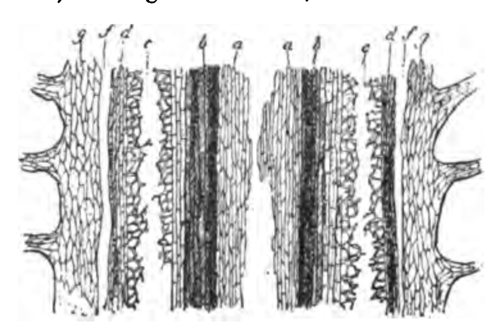


Fig. 5. — Type caulinaire du *Lepidodendron Harcourtii*, With. — Coupe longitudinale d'un axe fructifié, montrant la disposition relative des diverses régions anatomiques. On voit, en *a a*, la moelle centrale ; en *b b*, la zone fibro-vasculaire, qui entoure la moelle, et, en dehors, des deux côtés, en *c c*, l'espace occupé par le parenchyme lacuneux étoilé, partiellement conservé : en *d d*, la couche corticale interne, séparée de la couche extérieure *g*, très dense, par une zone intermédiaire plus lâche *f*.

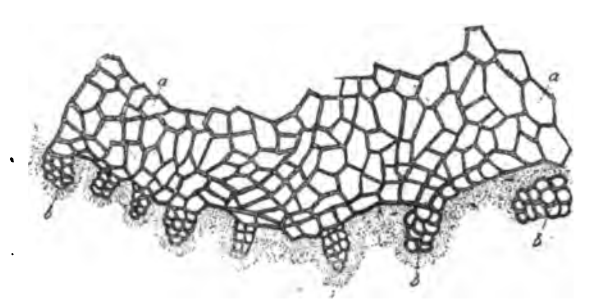


Fig. 6. — Coupe transversale d'une tige de *Lepidodendron* du type *L. Harcourtii*. — Coupe transversale très grossie d'une portion du cylindre ligneux d'une tige de *L. Harcourtii*, montrant en *a* la zone ligneuse, formée de vaisseaux scalariformes, circonscrivant une zone médullaire centrale non figurée et, à la périphérie, en *b b*, de nombreux faisceaux disposés en cercle discontinu et envoyant des cordons vasculaires qui se rendent aux feuilles (d'après B. Renault).

cylindre plein ou un anneau continu, se composait d'une rangée circulaire de faisceaux distincts. Dans ce type, les cordons foliaires prennent également naissance sur le côté extérieur de chaque faisceau, et les éléments vasculaires de ces faisceaux décroissent en dimension, en allant de la partie qui regarde le centre de la tige vers le pourtour de chacun d'eux [1]. Il y aurait

1. Voy. Renault : *Structure comparée de quelques tiges de la Flore carbonifère*, p. 258-260.

donc ici, en considérant l'ensemble des Lépidodendrées, diversité des types caulinaires comparés entre eux, mais unité pourtant dans la symétrie d'un plan général dont tous ces types relèveraient à la fois. L'absence d'une zone reproductrice du bois secondaire serait absolue et la région ligneuse se montrerait formée d'éléments vasculaires toujours disposés dans le même ordre. La région corticale, de son côté, aurait été sujette à s'accroître, et elle se trouverait séparée du bois central par une zone de parenchyme lacunaire.

Ce sont là les traits essentiels des types caulinaires lépidendroïdes. Nous les retrouvons en grande partie dans les tiges connues des Sigillaires, qui ne semblent être au premier abord, comme l'ont fait ressortir divers auteurs et principalement M. Williamson, qu'une reproduction perfectionnée des précédentes. Ces tiges nous sont connues principalement par les *Sigillaria elegans* With. et *spinulosa* Germ., dont l'attribution aux sous-genres des Favulariées, pour le premier, et des Leiodermariées, pour le second, ne saurait être douteuse.

Autour d'une moelle centrale disposée comme celle du *Lepidodendron Harcourtii*, mais offrant une autre configuration de ses éléments cellulaires [1], se plaçait une double région fibro-vasculaire : l'une externe formée de séries rayonnantes d'éléments fibreux séparés par des rayons médullaires, l'autre interne, composant, selon l'expression de M. B. Renault, un cercle discontinu de faisceaux de gros vaisseaux rayés, en contact par leurs éléments les plus fins avec le côté intérieur des coins de bois du cylindre ligneux principal. C'est la présence de cette double région fibro-vasculaire qui a valu aux Sigillarinées et à toutes les tiges gymnospermiques établies sur le même plan la dénomination de « Diploxylées » qui leur a été appliquée par M. Renault. Mais bien que l'existence d'une double région ligneuse et par-dessus tout d'une zone extérieure de bois exogène, traversée

1. Comparez Renault, *Struct. de quelques tiges de la Flore carbonif.*, pl. 11, fig. 17, avec la figure 4 en *a*, pl. XXXI (7) du Mémoire de M. Brongniart sur le *Sigillaria elegans;* consultez également la figure 79, p. 193 de notre *Évolution des Cryptogames.* Il résulte de cette comparaison que les cellules médullaires des Lépidodendrées affectaient une structure spéciale, qu'elles étaient allongées dans le sens vertical et appliquées obliquement l'une contre l'autre, un peu à la façon des fibres, par leur extrémité atténuée en fuseau.

par des rayons médullaires, soit commune à toutes ces tiges, il existe pourtant en elles des diversités appréciables, en même temps qu'elles se rattachent de plus ou moins près au type caulinaire des Lépidodendrées, sans que cette affinité pourtant soit de nature à justifier une confusion complète des deux catégories, ainsi que M. Williamson a été porté à le soutenir. Tel est, en peu de mots, le point de vue complexe auquel nous nous plaçons

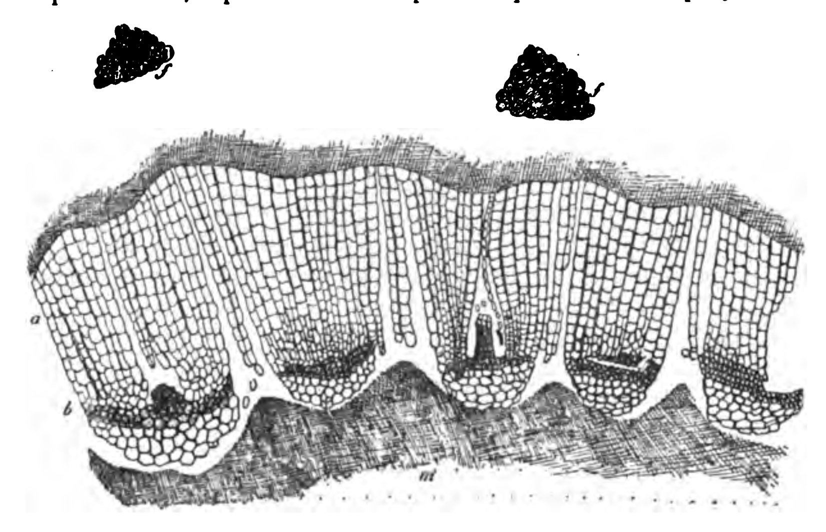


Fig. 7. — *Double région ligneuse du type caulinaire des Sigillariées.* — Coupe transversale d'une portion du cylindre ligneux du *Sigillaria elegans* With., sous un fort grossissement. On distingue en *a* la région ligneuse extérieure, douée d'un accroissement illimité et centrifuge; cette région est formée de coins de bois distribués en séries rayonnantes et en contact du côté de l'axe et de la moelle, *m*, avec les faisceaux discontinus de la région ligneuse intérieure, *b*, doués d'un accroissement limité et centripète. Les faisceaux qui se rendent aux feuilles, *f*, partent du contact de ces deux régions et leur empruntent simultanément leurs éléments constitutifs. Les Sigillaires possèdent ainsi une double région ligneuse dans le bois, aussi bien que dans le cordon foliaire (d'après B. Renault).

et que nous allons développer en insistant sur quelques particularités de détail. Ces détails auront l'avantage de faire saisir au lecteur le double caractère inhérent au plan caulinaire des Diploxylées, en même temps fixe dans ses traits essentiels et cependant susceptible de modifications ultérieures.

Nous voilà donc en présence d'une double région fibro-ligneuse, dont l'extérieure, disposée par séries rayonnantes, est issue d'une couche cambienne productrice, sans analogie avec ce

qui existe dans les tiges connues des Lépidodendrées. L'activité de cette couche périphérique continue a dû persister un certain temps avant de s'éteindre. La disposition régulière des rangées de fibres et des rayons médulaires qui les séparent, le démontre suffisamment. Cette activité n'a pu être cependant d'une bien longue durée chez les Sigillaires, puisque l'épaisseur de l'anneau ligneux secondaire est toujours très faible relativement au dia-

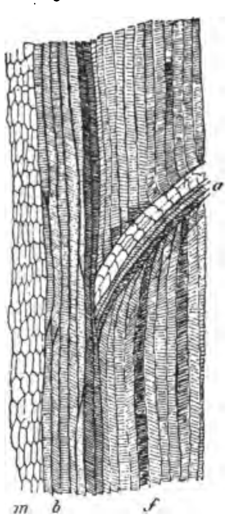


Fig. 8. — Coupe longitudinale et radiale de la région ligneuse du *Sigillaria spinulosa* Gr. et B. Ren. — On distingue sur cette coupe, en *m*, le tissu médullaire; en *b*, les faisceaux médullaires de la région centripète; en *f*, les fibres à parois rayées de la région centrifuge et, en *a*, un cordon foliaire, émergeant de la partie commune aux deux régions, au contact du bois centripète et du bois centrifuge (d'après B. Renault, sous un grossissement d'environ cinq fois).

mètre de la tige et que cette épaisseur une fois obtenue demeurait ensuite invariable. Dans le *Sigillaria elegans*, elle est d'un millimètre seulement, c'est-à-dire qu'elle représente un vingtième du rayon de la tige qui mesurait environ 22 millimètres [1]; mais on sait que l'étendue et la densité de l'écorce contribuaient presque uniquement à la solidité des tiges de Sigillaires, ainsi que de celles de la plupart des autres types arborescents de la

1. Il ne s'agit, bien entendu, que de l'épaisseur de l'échantillon sur lequel la coupe a été pratiquée. L'accroissement ultérieur, quelle que fût son extension, n'avait lieu, conformément à ce qui se passait chez les Lépidodendrées, qu'au moyen de l'écorce.

période carbonifère. Le bois secondaire qui forme à lui seul la plus grande masse de nos troncs de Dicotylées et de Conifères n'était alors qu'un faible accessoire; il apparaissait à l'intérieur des tiges progymnospermiques à un moment donné de leur état jeune, mais sa production génératrice arrêtée par le prompt épuisement de la couche cambienne ne donnait pas lieu à des réitérations de nature à constituer des anneaux successifs et concentriques. C'était là, nous allons le voir, la grande différence de ces productions ligneuses primitives avec celles des stades plus récents; les premieres, remarquons-le, avaient quelque chose d'accidentel et de transitoire; celles-ci, au contraire, bien que provenant du même phénomène organique, prirent à un moment donné une importance extrême qui eut pour effet de placer au premier rang les végétaux qui en furent pourvus. Mais un pareil résultat tint peut-être uniquement à ce que la particularité de structure dont il est question, insignifiante à l'origine, devint avantageuse aux Phanérogames qui purent l'acquérir, dès qu'elle se trouva en rapport avec la division de l'année en saisons. N'oublions pas en effet que l'établissement de saisons ou périodes alternatives de repos et d'activité tendit à prévaloir à la surface du globe, à partir d'une certaine époque en se substituant à l'uniformité antérieure.

Revenons à l'organisation caulinaire des Diploxylées [1]. — Des deux régions ou zones ligneuses, l'intérieure, formée surtout de vaisseaux rayés et réticulés, a été nommée « zone centripète », parce que son développement a dû se faire de dehors en dedans en gagnant vers le centre de la tige. L'absence de vitalité cambienne prolongée a dû arrêter assez vite le développement de cette zone. La région extérieure ou zone du bois secondaire prend le nom de « zone centrifuge », parce que son développement a procédé d'une manière contraire, jusqu'à l'épuisement de la couche génératrice périphérique. Les séries rayonnantes d'éléments fibreux de cette zone sont formées

1. Cette dénomination qui implique chez les végétaux qui l'ont reçue l'existence d'une double région ligneuse s'applique ici non seulement aux Sigillariées, mais aux autres végétaux de l'âge paléozoïque, dont les tiges présentent au moins des vestiges de cette particularité organique. Nous verrons plus loin que dans la nature actuelle les seules Cycadées peuvent y prétendre, à raison de la duplicité des éléments ligneux de leur cordon foliaire.

de trachéides rayés. Les éléments étroits et spiralés se trouvent groupés, et comme encadrés à la limite réciproque des deux zones. Enfin, les cordons vasculaires qui se rendent aux feuilles partent justement du point de contact des deux régions et participent à leur double nature, en empruntant des éléments à chacune d'elles, ainsi que l'a déterminé M. B. Renault et, avant lui, M. Van Tieghem. — De cette façon, tandis que dans l'immense majorité des Phanérogames gymnospermes et angiospermes, le faisceau foliaire est simple et sa partie ligneuse non symétrique, les éléments spiralés les plus déliés se trouvant accolés aux autres vaisseaux, le faisceau foliaire des Diploxylées et en particulier celui des Sigillaires est double et formé de deux groupes vasculaires, l'un centripète, l'autre centrifuge, qui encadrent les éléments spiralés. Ces derniers sont ainsi compris entre les deux groupes, comme ils le sont dans la tige, à la limite réciproque des deux régions. Cette structure est d'une telle importance au point de vue de l'évolution que nous devrons y revenir après l'avoir définie, afin d'exposer les conséquences qui résultent de la présence caractéristique d'une semblable organisation dans certains types et de son effacement graduel et finalement total chez beaucoup d'autres.

Les variations de la zone centripète ou zone ligneuse intérieure sont intéressantes à signaler, surtout à côté de l'uniformité que garde la zone du bois secondaire, dans toutes les tiges diploxylées. Ces variations répondent à autant de genres ou de sous-genres. Le cylindre intérieur est discontinu dans les *Sigillaria elegans* Brngt. et *spinulosa* Gr. et B. R. Il se compose de faisceaux vasculaires isolés, constitués de gros éléments sur leur face convexe, tournée vers l'intérieur de la moelle, et d'éléments plus fins sur leur côté extérieur, en contact avec le bois secondaire. Celui-ci n'est pas subdivisé en coins distincts, séparés les uns des autres par des rayons médullaires plus larges que ceux qui courent à travers les coins de bois eux-mêmes. Dans le *Sigillaria elegans*, les îlots lunulés de bois centripète se trouvent disposés symétriquement devant chacun des coins de bois secondaire, dont ils occupent la face intérieure.

Mais si de ces deux types de Sigillaires nous passons au *Diploxylon* de Corda, nous constatons un rapprochement de ces îlots de bois intérieur, soudés en un anneau continu, les fais-

ceaux foliaires prenant naissance au point de contact des deux zones, l'une centripète, l'autre centrifuge. Et enfin, nous rencontrons le *Sigillaria vascularis* de Binney, type encore plus avancé, dans lequel cet anneau ou cylindre continu de bois centripète envoie des prolongements d'éléments vasculaires épars au sein de la moelle. Dans ces deux genres, ainsi que dans les précédents,

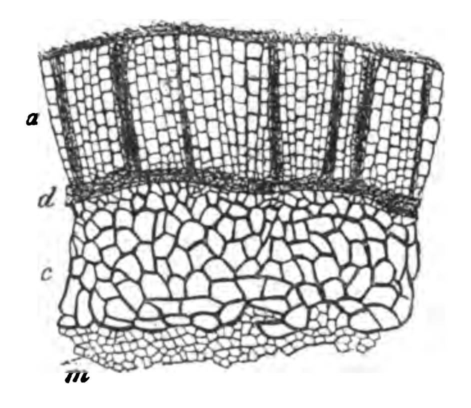


Fig. 9. — Type caulinaire du *Sigillaria vascularis* (Binney). — Coupe transversale d'une partie de la région ligneuse du *Sigillaria vascularis* grossie environ 30 fois (d'après M. B. Renault). — On voit, en *m*, le tissu médullaire qui s'étend jusqu'au centre de la tige et s'interpose çà et là entre les vaisseaux ; en *c*, les fibres ligneuses de la région centripète ; en *d*, la partie commune aux deux régions ligneuses. Cette partie commune est occupée par les éléments les plus fins des deux régions. On voit, en *a*, les fibres ligneuses de la région centrifuge, disposées en séries rayonnantes et séparées par des rayons médullaires.

le développement de la région fibro-vasculaire demeure toujours très faible comparativement à l'épaisseur de la tige, un huitième environ du diamètre total. La région corticale qui enveloppe, chez les Sigillaires, la double zone fibro-vasculaire, comprend toujours deux assises, l'une interne libérienne, plus ou moins tendre et facilement détruite, l'autre extérieure solide, résistante et pseudo-prosenchymateuse, qui restait soumise à un mouvement prolongé d'accrescence. Cette partie extérieure était formée, dans le *Sigillaria spinulosa*, de bandes entre-croisées d'un tissu à cellules épaisses et allongées dans le sens radial, circonscrivant un autre tissu moins dense, à cellules prismatiques. C'est ce tissu observé à part auquel M. Brongniart appliquait le nom de *Dictyoxylon* et dont la ressemblance avec les parties correspondantes du *Lepidodendron rhodumnense* ont

frappé M. Renault. L'interposition des bandes pseudo-prosenchymateuses n'existe pas dans le *Sigillaria vascularis* et le tissu cortical de ce type est uniquement formé de cellules allongées disposées en bandes rayonnantes. Cette assise, dans le *Sigillaria vascularis*, passait extérieurement à un tissu fibreux d'une densité toute spéciale.

Ces types caulinaires, si voisins d'une part des Lépidodendrées par le plan et par certains détails, si originaux, de l'autre, et en même temps si remarquables par la richesse de la structure propre et la complexité de leurs éléments, n'étaient pas les

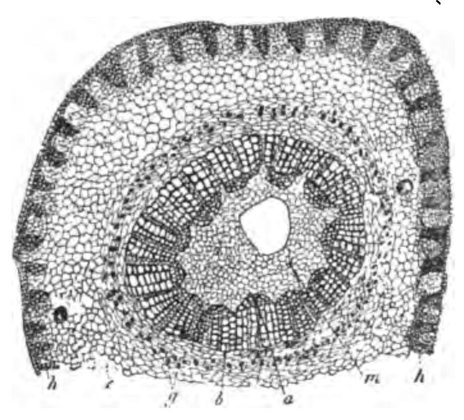


Fig. 10. — *Type caulinaire des Poroxylées* (d'après M. B. Renault). — Coupe transversale d'un jeune rameau de *Poroxylon Boysseti* B. Ren., grossi environ quatre fois. On distingue sur cette coupe : au centre, la moelle *m;* autour de la moelle, les faisceaux vasculaires de la région ligneuse centripète, *a;* en arrière de ceux-ci, le cylindre ligneux de la région centrifuge, *b*, formée de fibres disposées en séries rayonnantes, séparées par des rayons cellulaires. Au delà, s'étend la région corticale, *c*, dont la partie intérieure est occupée par des canaux gommeux, *a*, disposés en zone circulaire autour de la région ligneuse. Plus en dehors, s'étend le parenchyme cortical et, enfin, à la périphérie la couche hypodermique, *h*, qui envoie dans le parenchyme cortical des prolongements plus ou moins épais. Les deux points isolés au milieu du parenchyme cortical répondent à des canaux gommeux de grand diamètre.

seuls. A côté de ce premier groupe de Diploxylées « sigillarioïdes », M. Renault en place un second auquel il applique le nom de « Poroxylées ». Dans les Poroxylées les lamelles rayonnantes du bois secondaire, séparées par des rayons médullaires très développés en hauteur, ont leurs fibres marquées de ponctuations aréolées semblables à celles qui distinguent les trachéides des Cycadées et des Araucariées. Chacun des coins ligneux entre lesquels se divise le cylindre du bois centrifuge, aboutit intérieu-

rement à un faisceau de bois médullaire, semblable à ceux des Sigillaires, bien que moins développé. Autour du cylindre ligneux se place une rangée circulaire de canaux gommeux épars, située à la périphérie intérieure d'une zone libérienne à éléments cellulaires étroits et fins. Au dehors, s'étend une large ceinture de cellules plus développées et à parois plus épaisses, que recouvre enfin une couche hypodermique des plus résistantes. Le type du *Poroxylon Duchartrei* diffère assez notable-

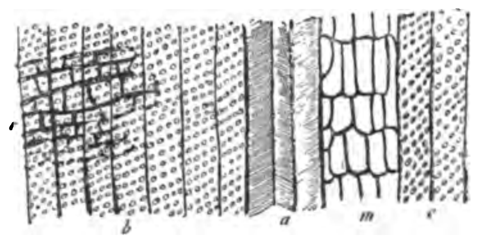


Fig. 11. — Coupe longitudinale radiale dans la région ligneuse d'un *Poroxylon P. Boysseti* (d'après B. Renault). — On distingue, en *b*, des fibres ponctuées disposées en séries rayonnantes et séparées par des rayons médullaires, *r*, dont on observe les parois cellulaires vues de profil ; on *a*, se montrent les vaisseaux rayés, situés au point de contact des deux régions ligneuses. La moelle paraît en *m*, et *c* représente des vaisseaux ponctués, appartenant à la partie sinueuse et intérieure de la région centripète.

ment : la moelle est occupée par de gros vaisseaux irrégulièrement disposés et ponctués sur les parois. Les fibres striées du bois secondaire sont très larges, ainsi que les rayons qui séparent les coins de bois. Enfin, dans le *Cycadoxylon Fremyi* du même auteur, les séries rayonnantes discontinues de trachéides sont séparées par de larges zones médullaires, tandis que la moelle se trouve traversée dans son intérieur par plusieurs bandes ligneuses contournées et formant autant d'anneaux partiels irréguliers.

On voit, sans trop multiplier les descriptions, qu'il existait d'assez notables diversités parmi ces tiges primitives, toutes construites pourtant sur un plan commun, pourvues également d'une zone de bois centrifuge et d'une zone de bois médullaire et centripète, intérieure à la première, toutes caractérisées aussi par un double faisceau foliaire, au moins à l'origine, puisque leur structure implique la présence d'un pareil faisceau et que les plus complets de ces types possèdent à la fois l'organisation diploxylée et le faisceau foliaire qui en est la conséquence. Ces diversités

mêmes attestent que le plan caulinaire des Diploxylées n'avait rien de fixe, rien de nécessairement arrêté et qu'il était par conséquent susceptible de se modifier dans une ou plusieurs directions déterminées. Chacune des parties comprises dans ce plan n'a rien d'absolument stable ; toutes peuvent s'atténuer comme se développer, se simplifier ou même disparaître. C'est bien là un point de départ, et l'étude que nous venons de faire nous le prouve, puisque sauf la zone du bois secondaire qui reparaît constamment, bien que les coins de bois dont elle est formée puissent se réunir ou demeurer distincts, sauf cette zone, les autres parties présentent de fréquentes transformations. Le bois médullaire surtout change d'aspect et de disposition; il s'étend ou se réduit; ses éléments se soudent ou deviennent épars ou finalement s'effacent presque entièrement. Il en est de même des cordons foliaires, et l'atténuation de la portion centripète de la région ligneuse peut entraîner la disparition de la portion correspondante du cordon foliaire. Ce cordon pourra donc et devra dans certains types se simplifier, tout en conservant dans d'autres sa complexité originaire, soit en totalité, soit d'une façon partielle, comme cela a eu lieu effectivement chez les Cycadées. L'examen de ce dernier groupe nous montrera que le bois médullaire ou centripète a pu se perdre, tandis que le bois secondaire gardait son organisation première avec les imperfections forcément attachées à cette structure, dans des tiges où la région ligneuse n'avait encore acquis qu'un rôle des plus subordonnés. Mais, dans une direction opposée, la persistance indéfinie de la couche productrice a suffi pour amener la répétition des phénomènes générateurs du bois secondaire et l'adjonction périodique de nouveaux anneaux, concentriques par rapport à l'anneau étroit que présentent les tiges des Diploxylées paléozoïques. De là sans doute les vraies Gymnospermes, Taxinées et Conifères, et par un procédé semblable les Dicotylées, couronnement du règne végétal tout entier.

Mais en même temps que le plan caulinaire des Diploxylées se prête sans efforts à tous les perfectionnements qui se réalisèrent en divers temps, ce même plan se rattache incontestablement en arrière à celui des Lépidodendrées. Tant d'analogies accumulées ne sauraient être absolument trompeuses; entre les plus élevées des Cryptogames hétérosporées et les plus primitives

des Phanérogames, la distance n'est guère sensible et l'affinité qui paraît relier les Sigillaires aux Lépidodendrées ne tient pas uniquement sans doute à de vaines apparences sans réalité. Remarquons-le, effectivement cette affinité se retrouve lorsque l'on s'attache à l'appareil rhizoïde des deux groupes comparés. Cet appareil est stigmarioïde des deux côtés : il trahit évidemment le même aspect morphologique et probablement un mode de végétation analogue à l'aide de rhizomes souterrains d'une structure entièrement ou presque semblable. Ce sont là des indices précieux dont il est difficile de ne pas tenir compte; mais avant de revenir aux Sigillaires pour apprécier l'ensemble de leurs caractères extérieurs, il est indispensable de terminer notre revue des types caulinaires par quelques notions relatives à une catégorie particulière qu'on ne saurait laisser de côté. Il s'agit des Calamodendrées qui représentent, parmi les Progymnospermes ou Phanérogames prototypiques, le type caulinaire fistuleux, calamitoïde et diaphragmatique, à organes appendiculaires verticillés autour de l'axe qui leur servait de support, de la même façon que les Equisétinées le réalisent parmi les Cryptogames, circonstance qui a porté un grand nombre d'auteurs à rapprocher et à confondre ces deux familles de plantes, en réalité très distinctes.

A. Brongniart et après lui M. Grand'Eury ont insisté sur les différences qui éloignent les Calamites des Calamodendrées; les premières assimilables à nos Equisétées, les autres accusant une structure phanérogamique et probablement gymnospermique. L'analyse anatomique des tiges de Calamodendrées converties en silice, faite avec un soin particulier par M. B. Renault [1], est venue heureusement compléter les notions relatives à leurs véritables affinités.

Sternberg avait le premier signalé le type des Calamodendrées sous le nom de *Calamites cruciatus*, mais sans le distinguer de celui des vraies Calamites. Avant M. Renault, MM. Binney et Williamson [2] ont publié sur ce même type des études

1. Voyez deux notes de M. B. Renault : *Recherches sur les vég. silicifiés d'Autun et de Saint-Etienne. Des Calamodendrées et de leur affinité botanique probable. — Comptes rendus de l'Ac. des Sciences*, 4 sept. et 11 sept. 1876.

2. Voyez Binney, *Obs on the structure of foss. plants f. in the carbonif.*

remarquables, basées sur l'examen de la structure anatomique des tiges, toujours confondues avec les Calamariées, et tout

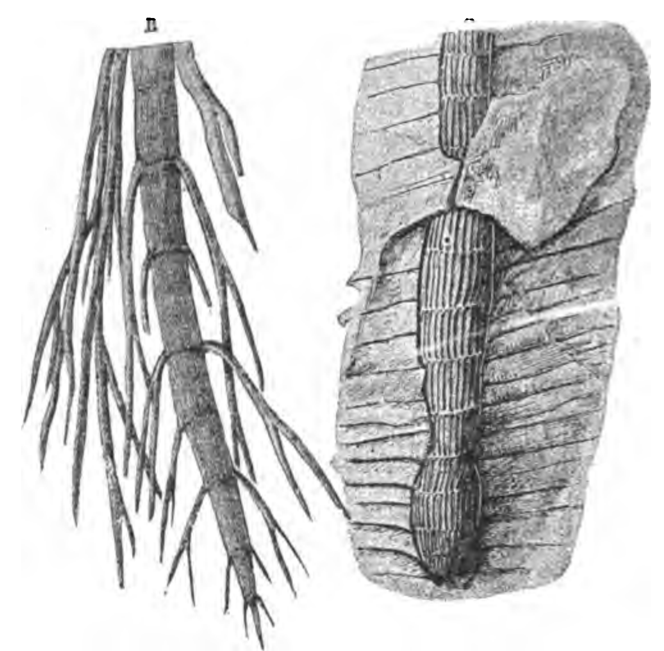


Fig. 12. — *Différence d'aspect des tiges de Calamites et de Calamodendrées comparées entre elles.* — A et B montrent les parties inférieures, mises en regard, d'une Calamite (*Calamites cannæformis* Schl.), A, et d'une Calamodendrée B, encore en place dans les couches du grès houiller de Saint-Etienne, près de la mine du Treuil, d'après un dessin pris sur les lieux, sur les indications de M. Grand'Eury. Il faut observer que la Calamite A a dû émerger d'un rhizome traçant et horizontal, en s'élevant verticalement. Le sédiment s'est accumulé autour d'elle par lits successifs, pendant qu'elle vivait, en moulant le pourtour de la tige ; la partie ainsi moulée mesure une hauteur d'environ 2 mètres. Le même sédiment, introduit dans la cavité intérieure, a également moulé celle-ci par remplissage, en sorte que les cannelures visibles sur le noyau en relief représenté par notre figure, correspondent à la paroi « interne » de la Calamite. — On voit par là combien était mince l'épaisseur de l'ancienne tige, réduite au faible interstice qui sépare la roche encaissante du noyau interne : aussi toute trace organique a depuis longtemps disparu. — B représente une souche enracinée de *Calamodendron* encore en place dans les mêmes couches. On reconnait que la partie enracinée de la tige s'atténuait inférieurement, en émettant des racines fasciculées en assez grand nombre le long des lignes diaphragmatiques. Ces racines sont ramifiées par sympodie, plutôt que régulièrement dichotomes. — On constate ici, au lieu du remplissage intérieur de la cavité calamitoïde, des résidus charbonneux qui comblent les vides laissés par la souche lors de sa destruction ; ce type est nommé par M. Grand'-Eury *Calamodendrea rhizobola.*

strata, Calamites and Calamodendron; Palæont. soc., London, 1868. — Williamson, *On the org. of the foss. plants of the coal-measures*, pars I, *Calamites; Philosoph. trans.*, 1871.

récemment M. Schimper, dans une œuvre posthume [1], maintient l'exactitude de ce même point de vue. On ne peut que rester surpris d'une pareille opinion, dès que l'on songe aux



Fig. 13. — *Structure apparente d'une tige de Calamodendrée.* — Tige du *Calamites cruciatus* de Sternberg, *Calamodendron congenium* Gr., comprimée et préalablement décortiquée. La couche inférieure, *a*, représente le moule de la cavité médullaire avec l'impression des diaphragmes, accompagnés des traces des faisceaux vasculaires imprimés en saillie sur le pourtour de l'étui. L'apparence finement granulée de la superficie est due à l'impression des cellules du tissu médullaire, dont les résidus garnissaient les parois de la cavité intérieure, lors de son remplissage par le sédiment. La couche superficielle, *b*, appliquée sur la précédente et formée d'une certaine épaisseur de houille, correspond au cylindre ligneux, qui constituait les parois de l'étui médullaire et se trouvait lui-même recouvert par l'écorce. On distingue, à la superficie de cette seconde couche, des stries longitudinales ou cannelures faiblement prononcées, courant entre les lignes des diaphragmes; sur ces lignes, sont assises de distance en distance, et dans un ordre quinconcial, les cicatrices d'insertion des rameaux ou organes appendiculaires qui passaient entre les faisceaux fibreux en les écartant, pour se rendre au dehors.

Au total, chez les Calamodendrées, il existait, non seulement plusieurs zones distinctes et superposées, mais une région centrale médullaire, à éléments cellulaires très menus, détruite à la suite d'une macération prolongée. Les Calamites, à l'exemple des prèles, étaient pourvus au contraire d'une vraie cavité, dans l'intervalle des diaphragmes et, ceux-ci une fois percés la cavité intérieure recevait à la façon d'un tube la matière du remplissage, qui se moulait sur les cannelures pariétales, toujours lisses et nettes.

divergences si accentuées qui séparent les deux types. Ces divergences sont telles que si le rapprochement n'avait pas été

1. *Handbuch d. Palæontol.*, II band, 2e lieferung, München und Leipzig, 1880.

le résultat d'une confusion déjà ancienne, on n'aurait certainement pas conçu l'idée de s'y arrêter; mais on sait à quel point une erreur, une fois accréditée, est difficile à déraciner. En allant au fond des choses, on voit que les Calamodendrées ont été primitivement rangées parmi les Calamites, uniquement par la raison que le moule de la cavité intérieure de leurs tiges présentait la même apparence cannelée et diaphragmatique caractéristique de celles-ci. Mais tout le reste diffère tellement que la supposition d'une parenté entre des plantes si disparates ne repose en réalité sur aucune base sérieuse. Rien de plus uniforme et de moins difficile à saisir que la structure propre des vraies Calamites, structure semblable en tout à celle des Equisétées. La paroi constituant la tige est des plus minces, comparée à l'étendue de la cavité qui occupe les entrenœuds. Cette paroi qui devait être résistante et consolidée par des incrustations de silice présente une organisation identique, qu'on la considère sur l'une ou l'autre de ses deux surfaces. Ce sont toujours des stries ou costules longitudinales qui se croisent à la hauteur des nœuds, de manière à faire alterner les costules d'un entre-nœud avec celles de l'entre-nœud suivant. Les costules équidistantes déterminent la présence des cannelures qui marquent la tige, et la seule différence à noter entre les deux faces, c'est que l'une est l'inverse de l'autre, les faisceaux vasculaires correspondant à des sillons sur la face extérieure et se montrant en saillie sur la face intérieure. Il en est de même des ponctuations tuberculeuses qui se trouvent placées sur la ligne des diaphragmes, immédiatement au-dessous de l'arc de jonction des costules correspondant à chaque faisceau. Ces ponctuations représentent des traces d'insertion d'organes appendiculaires avortés ou demeurés à l'état latent; elles forment une saillie à l'extérieur et une dépression à l'intérieur des parois, lorsqu'on a soin de reconstituer le relief originaire de celles-ci. — Tout est ici parfaitement clair, mais tout change dès que l'on quitte les Calamites pour les Calamodendrées : chez ces dernières, le moule interne avec ses cannelures et ses diaphragmes espacés de distance en distance reproduit assez bien l'aspect d'une Calamite; mais, les deux faces diffèrent totalement l'une de l'autre, dans une seule et même tige, et le corps de cette tige, plus épais et en même temps plus complexe, comprend plusieurs régions successives, susceptibles,

d'ailleurs, de se détacher séparément et de donner lieu à des moulages distincts, ce qui n'arrive jamais dans les Calamites. Chacune de ces régions caulinaires possède des caractères spéciaux et, finalement, l'analyse microscopique des échantillons convertis en silice, les mieux conservés, a permis de reconstruire intégralement l'ensemble du plan et d'en décrire minutieusement les détails.

Il faut bien reconnaître que les Calamodendrées ainsi examinées, loin de reporter l'esprit vers les Calamites et les Equisétées, rappellent plutôt les Sigillaires et les Poroxylées, tout en dénotant une catégorie spéciale de végétaux. Cette catégorie se distingue par la disposition constamment verticillée des organes appendiculaires soit des rameaux articulés et promptement caducs, soit des racines émises le long de l'axe souterrain. Non seulement ces divers organes étaient distribués à des distances déterminées, sur la ligne des diaphragmes, mais comme ils alternaient régulièrement d'un entrenœud à l'autre et que ces entrenœuds étaient souvent assez rapprochés, il en résultait une ordonnance en quinconce d'autant plus nette que les cloisons formant diaphragme étaient à peine visibles à la superficie des tiges de Calamodendrées, toujours recouvertes d'une écorce lisse, qui se prêtait plus ou moins longtemps à l'extension secondaire des tissus. Une pareille organisation fait comprendre, en même temps, comment chez les végétaux il peut se faire un passage insensible, qui réunisse dans une même ordonnance la disposition verticillée et la disposition spiralée des organes appendiculaires, combinées sur une seule et même tige.

On voit, par des exemples de Calamodendrées encore en place sur plusieurs points du bassin houiller de Saint-Etienne (consultez la figure 12), que ces plantes ne présentaient qu'un degré de différenciation assez faible, l'axe vertical et l'axe radiculaire n'étant qu'une répétition l'un de l'autre; dirigés en sens contraire, mais demeurant simples tous les deux, ils s'atténuaient graduellement en pointe et se montraient également articulés et garnis de verticilles successifs d'organes appendiculaires. Les verticilles souterrains étaient formés de radicules fortes et fibreuses, dont les dimensions suivaient la même proportion de décroissance que l'axe qui les portait. Il y a quelque chose de particulièrement primitif dans cette répétition de parties sou-

mises à la même ordonnance et reparaissant d'un bout à l'autre de l'individu végétal. La racine se trouve continuer la tige ; elle prolonge celle-ci au sein de la terre, en s'avançant dans une direction inverse, mais toujours verticalement.

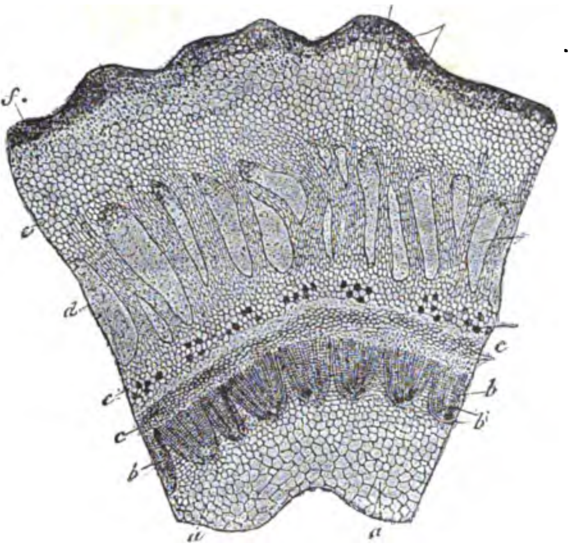


Fig. 14. — *Type caulinaire et structure anatomique des Calamodendrées.* — Coupe transversale d'un tronçon de tige de l'*Arthropitys communis* Binn., convertie en silice d'après un dessin original communiqué par M. B. Renault, sous un grossissement de quatre à cinq fois le diamètre. Sur cette coupe, la plus belle et la plus complète exécutée jusqu'ici, on distingue : en *a*, la moelle centrale ; en *b*, la région ligneuse, comprenant des coins de bois séparés par de larges bandes parenchymateuses (chaque coin est formé de séries rayonnantes de fibres rayées, séparées par des rayons médullaires) ; en *c*, une première zone parenchymateuse au sein de laquelle sont dispersés des groupes de cellules criblées ; puis, en *d*, une large région occupée par des bandes libériennes rayonnantes, séparées par des lacunes corticales, provenant de la destruction d'un tissu cellulaire plus lâche. Au delà, en *e*, s'étend une dernière zone de parenchyme cortical, recouvert par du sclérenchyme sous-épidermique *f*, dont les sinuosités répondent aux costules de l'ancienne tige. Celle-ci, en vieillissant, augmentait de volume et se creusait au centre de cavités réalisées aux dépens du parenchyme médullaire, tandis que la région ligneuse conservait les mêmes dimensions, avec l'acquisition en plus d'une lacune située à l'extrémité intérieure de chaque coin de bois. Les lacunes corticales persistaient dans les tiges âgées et contribuaient au détachement de l'écorce d'avec le cylindre ligneux, qui a le plus souvent précédé l'ensevelissement des tiges de Calamodendrées au sein des lits de houille en voie de formation.

Le trait principal de l'organisation anatomique des tiges de Calamodendrées consiste dans l'interposition de bandes ou lames tantôt fibreuses ou fibro-parenchymateuses, tantôt simplement parenchymateuses, séparant les coins de vrai bois qui se composent de fibres striées ou ponctuées. Il existait dans ces tiges une

moelle volumineuse et presque toujours, sur le pourtour de celle-ci, des lacunes disposées en rangée circulaire et correspondant à l'extrémité intérieure des lamelles ligneuses. La région corticale était épaisse, variable selon les types, susceptible d'accrescence, tantôt fibreuse, tantôt mêlée de parties fibreuses et de parties cellulaires, tantôt complètement cellulaire.

M. B. Renault distingue les deux genres *Calamodendron* et *Arthropitys*. Dans le premier, les coins ligneux sont séparés par

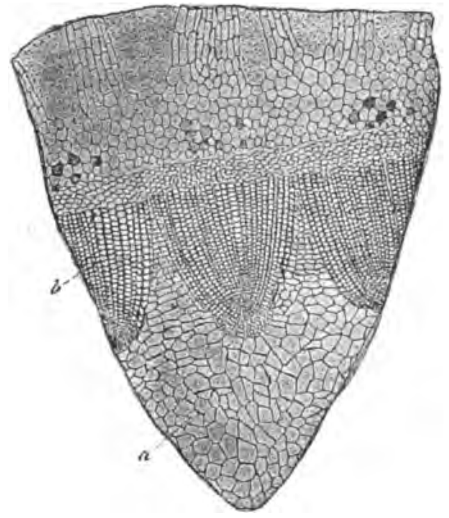


Fig. 15. — Partie d'une tige d'*Arthropitys* fortement grossie, d'après une coupe transversale dessinée par M. B. Renault. — Cette coupe montre, en *a*, la région médullaire centrale; en *b*, les coins de bois de la région ligneuse, offrant à leur extrémité un groupe de vaisseaux et, au milieu, l'emplacement de la lacune. En dehors des coins de bois, séparés l'un de l'autre par une large bande parenchymateuse, on voit le commencement de la zone corticale, jusqu'à l'origine des bandes libériennes rayonnantes, séparées par des espaces lacunaires.

des bandes prosenchymateuses, dont les fibres ont des parois lisses et qui rappellent les éléments libériens; mais ces bandes se trouvent elles-mêmes séparées par des zones parenchymateuses interposées auxquelles l'auteur applique la dénomination de rayons médullaires primaires pour les distinguer des rayons médullaires ordinaires, plus étroits et moins hauts, qui séparent les rangées de fibres ligneuses rayées ou ponctuées. — Dans les *Arthropitys*, les lames ligneuses à fibres rayées ou ponctuées ne

sont plus séparées que par des bandes parenchymateuses étendues verticalement, formées de trois à quatre rangées de cellules dans le sens de l'épaisseur et distinctes des rayons médullaires proprement dits. La région corticale comprend dans son pourtour intérieur des groupes de canaux résineux et, en dehors, des lames rayonnantes soit fibreuses, soit cellulaires, s'entre-croisant et circonscrivant un tissu de grosses cellules.

Nous n'insistons pas davantage sur une organisation aussi complexe. — L'enquête générale que nous venons d'esquisser suffira pour faire comprendre les différences de combinaisons que présentaient originairement une foule de tiges tracées pourtant, si l'on ne considère que leurs éléments essentiels, sur le même plan que celles de nos Phanérogames. En réalité, les premières ne diffèrent pas plus des dernières que celles-ci ne diffèrent entre elles. Seulement, les combinaisons les plus avancées et en même temps les plus parfaites qui se soient produites dans les âges primitifs, combinaisons hâtives par cela même, n'ont pas survécu aux circonstances qui les avaient produites, et celles qui ont prédominé par la suite, et que de nouvelles circonstances sont venues favoriser, n'existaient alors selon toute vraisemblance qu'à l'état d'ébauche, représentées par des types obscurs et subordonnés. Par cela même nous ne saurions raisonnablement espérer d'en obtenir aucune connaissance précise à l'aide des fossiles.

Il est juste pourtant de considérer de nouveau que la particularité distinctive du bois à lames rayonnantes de nos Phanérogames exogènes, qui consiste dans l'adjonction périodique d'une zone périphérique, s'opérant au contact réciproque des régions ligneuse et libérienne, ne se montre pas encore dans les bois primitifs, en sorte que les tiges de l'époque paléozoïque, bien que construites sur un plan conforme à celui de nos Exogènes, n'obtenaient pourtant jamais qu'un accroissement limité de leur région ligneuse. Au bout d'une période assez courte, cet accroissement s'arrêtait et le développement ultérieur des tiges n'avait plus lieu qu'au moyen de la zone corticale, par une disposition qui n'était pas sans analogie avec celle qui distingue les Monocotylées à grossissement continu (*Dracæna* et *Yucca*). Cette absence d'anneaux ligneux successifs dans les tiges paléozoïques à bois rayonnant, a dû tenir, d'une part, à la faible

activité et au prompt épuisement de la couche génératrice du bois secondaire, par conséquent à une cause purement organique; d'autre part, à la continuité des fonctions végétatives qui présidaient alors au développement des plantes. On conçoit que cette seconde cause plus indirecte enlevât à la particularité de structure dont il est question sa plus grande utilité. On conçoit encore la puissance de ces deux causes, l'une purement organique, l'autre impulsive et venant du dehors, s'unissant à un moment donné pour amener la réalisation d'un progrès tel que celui qui résulte de l'accroissement indéfini de la zone du bois secondaire. Il n'est pas besoin de dire que les types caulinaires qui se trouvèrent un jour en possession de cette précieuse faculté ou qui du moins en présentèrent le germe, durent en retirer un surcroît de force, de supériorité organique et de vitalité permanente, qui ne cessa en se développant de leur assurer l'avantage. Nous reviendrons du reste forcément sur ces divers points dans l'examen que nous ferons des stades suivants. Il est temps de nous attacher au port extérieur et aux organes végétatifs ou reproducteurs des types dont nous venons d'étudier la structure intérieure. — La disposition certainement verticillée des rameaux et des feuilles elles-mêmes sur les tiges des Calamodendrées, a donné l'idée de rechercher ces sortes d'organes parmi les formes attribuées jusqu'ici aux Calamariées. M. Grand'Eury, après avoir proclamé la nature gymnospermique des Calamodendrées, a formulé ses conjectures à l'égard de leurs parties appendiculaires. Si l'ont tient compte des vues de ce savant basées sur de longues recherches, poursuivies sur les lieux mêmes, on restera surpris d'avoir à constater que des tiges si fréquentes à l'état de tronçon, de moules internes ou de fragments minéralisés, n'aient pas laissé en même temps des vestiges répétés de leurs rameaux, visiblement caducs. On sera donc porté à reconnaître ces rameaux dans des empreintes confondues avec d'autres tiges, par suite de l'ordonnance constamment verticillée de leurs appendices. Trois groupes, les *Bornia* ou *Asterocalamites* de Schimper (*Archæocalamites* de Stur), les *Asterophyllites* de Brongniart, enfin les *Bryon* de Grand'Eury ont été désignés comme représentant en tout ou en partie les rameaux feuillés des Calamodendrées. Nous avons vu que les tiges de ces plantes soit en place, soit à l'état de moule, soit encore à l'état de bois silicifiés ou

calcifiés, peuplaient les couches de Saint-Etienne et celles d'Autun, par conséquent abondaient dans le carbonifère supérieur; mais si l'on jette les yeux sur les planches du grand mémoire de Stur, relatif à la flore du Culm de Silésie [1], on s'aperçoit facilement que parmi les tiges figurées sous le nom d'*Archæocalamites* ou même de *Calamites*, plusieurs ont certainement l'apparence et les caractères distinctifs des moules internes de Calamodendrées et qu'elles doivent par conséquent être rangées dans la famille, sinon dans le genre dont le *Calamodendron cruciatum* reste le type [2].

Il s'agirait donc, si cette liaison est véritable, comme nous sommes portés à l'admettre, d'un groupe de végétaux ayant eu une très longue existence, se montrant à plusieurs niveaux successifs et qui, déjà puissant à l'extrême base du carbonifère, aurait été encore répandu vers la fin de la période, bien que représenté par des formes diverses selon les étages. En suivant cette filière d'idées et conformément à ce que soupçonne M. Zeiller [3], les *Bornia* F. A. Rœmer ou *Archæocalamites* de Stur seraient des Calamodendrées, et non des Calamites ou des Calamariées, comme on l'a cru jusqu'à présent.

Le *Bornia radiata* (Brngt., Schimp., *Calamites radiatus* Brngt. [4] — *Calamites transitionis* Gœpp [5], — *Archæocalamites radiatus* Stur [6]), qui commence à se montrer dans le carbonifère inférieur du Canada, de l'île des Ours et de la région des Vosges, a fourni de magnifiques exemplaires de rameaux feuillés à M. Stur, qui les a figurés dans sa flore des schistes tégulaires du Culm de Silésie. Le Culm représente la partie moyenne ou tout au plus supérieure du carbonifère inférieur.

Les tiges de *Bornia*, souvent ramifiées, comprennent des rameaux de divers ordres et de plusieurs dimensions, dont le développement a dû se faire avec une grande rapidité, toujours

1. Voy. *Die Culm. Flora der Austauer und Waldenburger Schichten*, von Dr Stur, Wien, 1877.
2. Voy. *l. c.*, pl. 2, fig. 3-5, et pl. 5, fig. 1.
3. Voy. *Explic. de la carte géol. de France*, IV, 2e partie, *Végétaux fossiles*, par M. R. Zeiller, p. 17.
4. *Hist. des vég. foss.*, p. 122, pl. 26, fig. 1-2.
5. *Foss. fl. d. Uebergansgeb.*, tab. 3, 4, 10, 29.
6. *Die Culm. Flora des Mürisch-Schlesisch. Dachschief.*, Wien, 1875, tab. 2-4 et 5, fig. 1-5.

articulés, mais munis d'entre-nœuds d'une longueur très variable. Sur la ligne des diaphragmes se trouvent disposés des verticilles

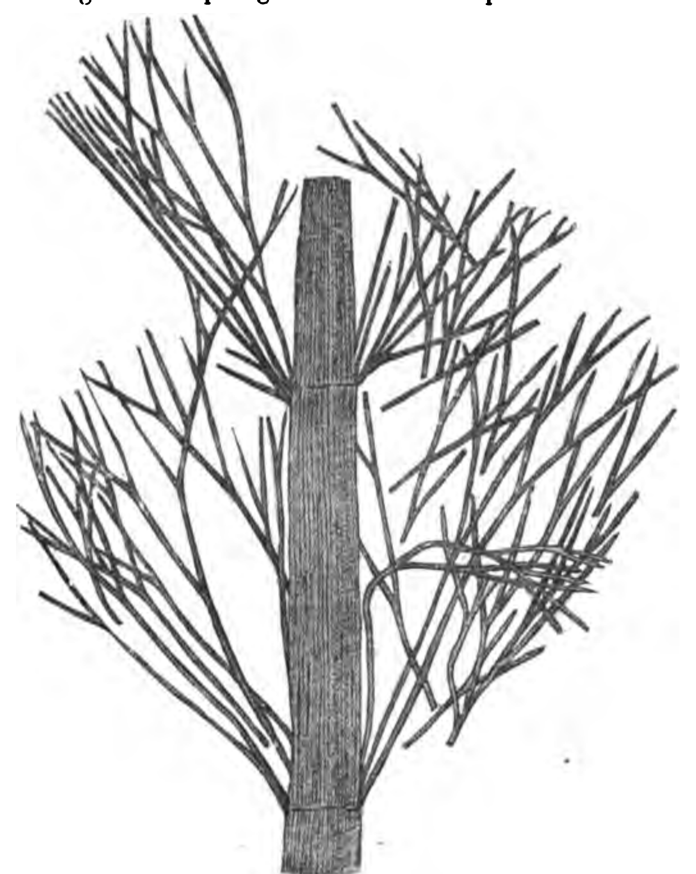


Fig. 16. — Tronçon d'une tige de *Bornia* ou *Archæocalamites* garnie de ses feuilles. — L'*Archæocalamites radiatus* St. caractérise le culm ou partie moyenne du carbonifère inférieur. La tige est lisse, marquée de légères stries ou fines cannelures longitudinales, partagée de distance en distance de nœuds ou articles, sur lesquels sont insérées, en très grand nombre, des feuilles minces, linéaires, aciculées, plusieurs fois subdivisées par dichotomie. Les relations d'aspect et de structure de ces feuilles avec celles des *Trichopitys*, qui sont certainement des Salisburiées, ne sauraient échapper. Les *Archæocalamites* ont été confondus jusqu'ici avec les vrais Calamites, avec lesquels ils n'ont qu'une ressemblance toute superficielle (reproduction d'une figure de Stur, *Die Culm-Flora d. Die Mährisch-Schelsisch. Dachschiffern*).

de feuilles nombreuses, libres dans toute leur étendue, minces, aciculaires, de la consistance de nos feuilles de Pins, mais plu-

sieurs fois divisés par dichotomie. Ces dichotomies, en se répétant, donnent lieu à 4-8, et jusqu'à 16 segments qui s'étalent dans un même plan ; quelques-uns d'entre eux, le plus souvent les médians, demeurent indivis, tandis que les latéraux donnent lieu à une dernière subdivision. Il n'existe, à ce qu'il paraît, qu'une nervure ou faisceau unique dans chaque segment et cette nervure est très difficile à distinguer, ce qui tend à prouver l'absence de limbe et la forme cylindrique des segments. La base de ces feuilles, répondant au pétiole, avait seule un peu de largeur vers le point d'attache et, dans certains échantillons, l'organe très variable par lui-même présentait des subdivisions plus ou moins nombreuses, dont les segments étaient plus allongés ou plus courts, plus élancés ou plus divariqués, selon les cas.

La structure générale reste constante au milieu de ces diversités soit pour l'aspect, soit pour le mode de dichotomie, et au total ces feuilles reproduisent avec une complète fidélité les caractères de celles des *Dicranophyllum* et *Trichopitys*, et des appendices les plus étroits des *Baiera*, genres qui appartiennent à des types incontestablement gymnospermiques, les deux derniers au moins alliés de près aux Ginkgos. Il est impossible, à notre sens, qu'une parenté quelconque ne résulte pas d'une aussi étroite ressemblance. La seule différence réellement essentielle entre les types que nous venons de nommer et celui des *Bornia* tiendrait à la disposition des feuilles, spiralées chez les uns, verticillées chez les Bornia et les autres Calamodendrées. Mais cette différence n'est pas tellement fondamentale que l'on ne puisse admettre l'existence d'un passage entre les deux ordonnances; leur coexistence dans la famille des Cupressinées le démontre suffisamment et il n'est pas jusqu'à la présence de feuilles primordiales verticillées, chez les Abiétinées et chez d'autres types de Conifères, qui ne soit de nature à faire entrevoir quelque prototype ancestral pourvu de feuilles verticillées, comme les *Bornia*, et dont les Gymnospermes à organes appendiculaires spiralés seraient elles-mêmes une dérivation.

Quoi qu'il en soit de ce point qui demeure forcément obscur, faute de données, nous avons pu faire voir, chez les Calamodendrées, les deux ordonnances, l'une en quinconce et l'autre par verticilles, associées à la superficie des mêmes tiges par suite de la combinaison des verticilles de cicatrices raméales, alternant

entre eux d'une façon régulière. Cette observation nous suffit et d'ailleurs, en admettant comme démontrée l'affinité présumée des *Bornia* et des *Trichopitys*, il ne s'agirait que d'une parenté éloignée dont il serait difficile de déterminer le degré précis. Il

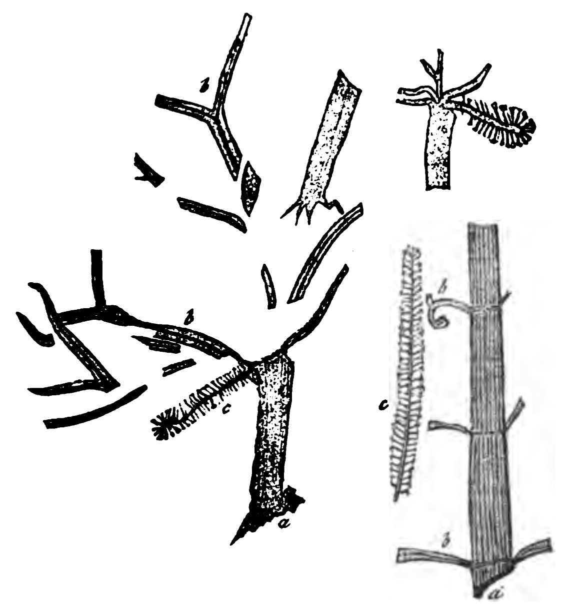


Fig. 17. — *Rameaux feuillés et organes reproducteurs présumés des Calamodendrées.* — La figure représente plusieurs empreintes de *Bryon crispatum* trouvées par M. Grand'-Eury dans des grès grisâtres du carbonifère de Saint-Étienne. On distingue des fragments de tiges, *a*, portant des nœuds et, sur ces nœuds, des feuilles coriaces, *b*, uninerviées, divisées par dichotomie. A l'aisselle de ces feuilles, paraissent des chatons, *c*, probablement mâles et formés, selon M. Grand'Eury, de nombreux stylets ou supports présentant, suspendus à leur sommet, plusieurs sacs polliniques disposés comme dans les Taxinées.

convient d'ajouter que cette parenté, une fois admise, n'exclurait pas un rapport quelconque des *Bornia* avec les Équisétinées, dès qu'il est question d'un type très reculé vers le passé, voisin par cela même de la souche cryptogamique dont il viendrait à peine de se détacher. Les *Bornia* pourraient ainsi représenter des Progymnospermes primitives tendant vers la Phanérogamie ou l'ayant acquise en partie, et dans une mesure que la connaissance imparfaite de leurs organes reproducteurs empêche seule de déterminer. En effet, pour les *Bornia*, de même qu'en ce qui touche les Sigillaires qui vont suivre, les appareils fructifi-

cateurs sont très mal connus. On commence à peine à soupçonner leur existence et à pouvoir signaler leur conformation extérieure.

L'organe reproducteur des *Bornia*, décrit par Stur d'après les échantillons de Richter et d'après d'autres empreintes provenant des schistes tégulaires de Silésie, est spiciforme et terminal, c'est-à-dire qu'il surmonte certains ramules et qu'il laisse entre-

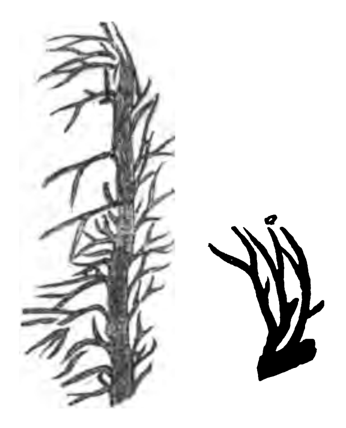


Fig. 18. — *Rameau feuillé d'une Calamodendrée.* — La figure représente un rameau garni de feuilles coriaces une ou deux fois bifurquées d'une Calamodendrée carbonifère (d'après M. Grand'Eury). On voit, en *a*, deux de ces feuilles légèrement grossies.

voir des supports fixés en assez grand nombre sur l'axe principal, dans l'intervalle de deux verticilles foliaires. Chacun de ces supports distribués, à ce qu'il semble, en verticilles alternants, présente à son sommet cinq à sept loges ou sporanges suspendus et étalés de manière à former un disque partagé en autant de lobes elliptiques adhérant autour d'un point d'attache central, qu'il y a de loges ou sporanges. M. Stur compare cette organisation à celle des sporangiophores des Équisétées; mais on peut tout aussi bien y reconnaître la présence de supports d'anthères, conformés comme ceux des *Baiera*, des *Trichopitys* et des *Bryon*, types certainement phanérogamiques. On conçoit que plus on remonte vers un âge reculé, plus la distance entre les deux embranchements va en diminuant et plus aussi la ressemblance des organes reproducteurs respectifs tend à s'accentuer davantage.

M. Grand'Eury a encore attribué avec probabilité aux Calamodendrées, comme représentant leurs rameaux feuillés, certaines Astérophyllites dont l'aspect lui paraît différer de celui des Astérophyllites cryptogames, entre autres l'*A. longifolius* Brngt. du carbonifère moyen dont les feuilles sont indivises, mais fines et très allongées; puis l'*A. densifolius* Gr., aux feuilles denses, coriaces, et aux verticilles assez rapprochés pour recouvrir l'axe. Il y rapporte encore les *Asterophyllites sublongifolius* et *viticulosus*, et il remarque dans les feuilles de ce dernier la présence de plusieurs nervures fines, égales et parallèles, caractère qui l'éloigne des vraies Astérophyllites, à feuilles toujours uninerviées.

Enfin, M. Grand'Eury a attribué en dernier lieu aux Calamodendrées, et plus particulièrement aux *Arthropitys*, des rameaux épars à feuilles verticellées coriaces et bifurquées, auxquels il donne le nom de *Bryon* (voy. fig. 17 et 18). Ces rameaux montrent distinctement dans plusieurs cas des rachis latéraux, sortis de l'aisselle des feuilles et constituant autant de chatons lâches, à l'axe desquels sont attachés des supports terminés à leur sommet par des sacs polliniques groupés en assez grand nombre et ouverts dans le sens de la longueur. C'est là une structure tellement en rapport avec celle des chatons mâles de Salisburiées qu'il n'est pas besoin d'insister pour faire ressortir une aussi étroite analogie [1].

Si des doutes, malgré tout, s'attachent encore au rapprochement des tronçons de tige des Calamodendrées et des rameaux feuillés qu'on leur attribue, les mêmes doutes ne sauraient raisonnablement s'élever au sujet de la relation des parties caulinaires dont nous avons précédemment analysé la structure avec les organes végétatifs des Sigillaires. Ici, l'incertitude porte seulement sur la vraie nature des organes reproducteurs encore très obscure. Mais, tout en tenant compte du contingent de lumière que l'on peut attendre des découvertes futures, il semble pourtant raisonnable d'avancer dès maintenant, qu'avec les Sigillaires nous abordons une série dont le développement a eu lieu sous une impulsion toute particulière. Le développement de cette

1. Voy. Grand'Eury, *Feuilles et chatons des Calamodendrées; — Associat. française, pour l'avanc. des sciences, Comptes rendus de la 7e session*, p. 578-80.

série a été le résultat d'une évolution sans connexité d'aucune sorte avec celle d'où proviennent d'une façon générale les vraies Gymnospermes. Par les Sigillaires, il ne nous arrivera pas, comme avec les Calamodendrées, de toucher au stade suivant, ni de le côtoyer de plus ou moins près. En nous attachant aux Sigillaires, nous nous engageons plutôt dans une voie divergente; nous aboutissons à une impasse. Les caractères communs à ces plantes et aux autres Phanérogames que nous avons à signaler tiennent, il est vrai, à l'identité d'origine des uns et des autres, mais celle-ci est trop éloignée pour se refléter ailleurs que dans les lignes les plus générales de leur plan de structure. L'affinité cryptogamique dans une autre direction, se révèle chez les Sigillaires par des traits tout aussi caractéristiques [1]. Il ne faut jamais oublier, en traçant le tableau de leur organisation, que des vestiges reconnaissables de ces plantes accompagnent les Filicinées, les Calamites et les Lépidodendrées dans les plus anciennes couches où la végétation terrestre ait jusqu'ici laissé des traces.

M. Grand'Eury, en parlant de l'ensemble des Sigillaires dont il fait un ordre éteint sous le nom de « Sigillarinées », considère ce groupe comme le plus extraordinaire de ceux que renferme la flore du terrain houiller. Le même auteur, après Geinitz et

1. Il est juste de tenir compte, dans l'appréciation des Sigillaires, d'une observation toute récente due à M. R. Zeiller et qui a fait l'objet d'une note présentée par ce savant à l'Académie des sciences, le 30 juin 1884. — M. Zeiller a découvert chez M. Brun, directeur des mines de l'Escarcelle (Nord), toute une série de cônes fructificateurs de Sigillaires, se rapportant soit au *S. elliptica* Brngt., soit au *S. polyploca* Boul. Sur ces cônes, conformes à ceux de Goldenberg, mais beaucoup plus grands, M. Zeiller a observé, entre les bractées qui les composent et vers la base brusquement dilatée et inférieurement cunéiforme de ces organes, des corps ronds très nombreux qui paraissent avoir été réunis par tétrades et qui, malgré leur dimension exceptionnelle, atteignant $0^m,002$ de diamètre, ont été considérés par l'auteur de la découverte qui a pu les détacher et les examiner au microscope, comme représentant autant de macrospores, sans qu'il ait été possible de discerner aucune trace du sporange qui aurait dû les contenir. Ces macrospores supposées auraient été vraisemblablement recouvertes, sur la base atténuée en coin des bractées du strobile, par un tissu dont la destruction les aurait mises en liberté, à peu près comme chez les *Isoetes*. — La conclusion de M. Zeiller est que les Sigillaires seraient décidément des végétaux cryptogames; mais « le degré et la nature de cette cryptogamie seraient encore à déterminer. » (*Note ajoutée au moment de l'impression.*)

Schimper, a mis beaucoup de soin à restituer le port et l'aspect extérieur des Sigillaires.



Fig. 19. — *Port et aspect général des Sigillaires restituées.* — A, Sigillaire du type des *Rhytidolépidées*. Le tronc relativement épais est recouvert de coussinets foliaires, disposés en séries discontinues, et surmonté d'un faisceau de feuilles. — B, *Sigillaria elegans* Brngt., du type des *Favulariées*. Le tronc plus élancé et bifurqué au sommet est recouvert de cicatrices contiguës ; il montre dans le bas des verticilles de radicules adventives et, vers le haut, des organes fructificateurs strobiliformes, assez longuement pédonculés. Une des branches de la dichotomie est tronquée accidentellement, l'autre se termine par un bouquet de feuilles réunies en faisceau. — C, *Sigillaria lepidodendrifolia* Brngt., du groupe des *Leiodermariées*. Le tronc simple, à écorce lisse, est parsemé de cicatrices discontinues et surmonté d'un faisceau terminal de feuilles. Il donne naissance, immédiatement au-dessous, à des verticilles d'organes reproducteurs strobiliformes.

C'étaient de puissants végétaux, érigés et cylindriques, s'élevant en colonne nue, simples ou plus rarement bifurqués, portant à l'extrémité de la tige ou des rameaux dichotomes de cette tige, des faisceaux de longues feuilles dressées, étroitement linéaires et insensiblement acuminées au sommet. Les feuilles,

après leur chute, donnaient lieu à une cicatrice d'insertion en forme de disque marqué d'un stigmate, et ces cicatrices, longtemps persistantes et agrandies par l'accrescence de l'écorce, affectaient une disposition régulièrement quinconciale; elles formaient à la surface des anciennes tiges une mosaïque de compartiments étroitement accolés ou des séries distribuées sur le dos des cannelures longitudinales dont elles étaient sillonnées.

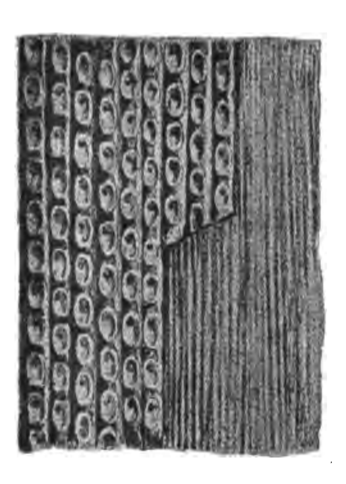


Fig. 20. — Écorce du *Sigillaria Davreuxii* Brngt. — Cette espèce appartient au groupe des Rhytidolépidées. Les cicatrices, ovales, scutellées, rapprochées, mais discontinues, sont placées sur le dos des côtes, en séries longitudinales. La couche sous-corticale striée se montre à découvert sur une partie de l'échantillon (d'après Schimper).



Fig. 21. — Écorce du *Sigillaria pachyderma* Brngt., du même groupe des Rhytidolépidées. — Les cicatrices subrhomboédriques, assises sur des coussinets décurrents, sont rangées en séries discontinues sur le dos des côtes. — Échantillon laissant voir la surface subjacente du bois décortiqué.

En s'appuyant sur la forme et l'ordonnance relative des cicatrices, M. Grand'Eury, M. Schimper et dernièrement M. B. Renault admettent, après Goldenberg, quatre types ou sections dans les seuls *Sigillaria* ou Sigillaires propres. — Ce sont : les *Clathraria* Brongt., les *Leiodermaria* Gold., les *Rhytidolepis* Sternb., les *Favularia* Sternb.

Non seulement ces types diffèrent par la distribution des coussinets foliaires discoïdes, tantôt espacés et ordonnés en séries alternantes parallèles, tantôt contigus et constituant une mo-

saïque de compartiments ; mais la diversité même des organes reproducteurs ou *Sigillariostrobus*, observés par divers auteurs, par Dawson, par Goldenberg, par Grand'Eury, dans le voisinage des tiges ou en connexion avec elles, engage fortement à admettre l'existence de plusieurs genres qui tous auraient fait également partie du groupe des Sigillaires.



Fig. 22. — Écorce du *Sigillaria tessellata* Brngt., du groupe des Favulariées. — Les cicatrices, à contour hexagonal et strictement contiguës, sont disposées en files longitudinales latéralement connivences et couvrent entièrement les cannelures. L'échantillon montre l'écorce costulée, dépouillée de ses coussinets et en dessous la surface de la tige entièrement décortiquée.

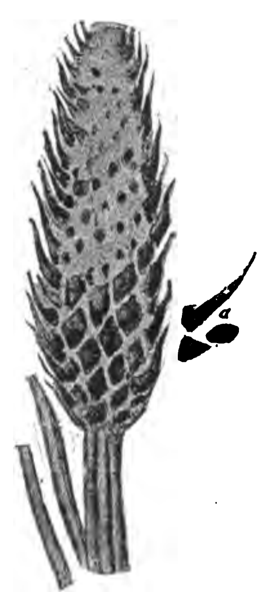


Fig. 23. — Appareil reproducteur des Sigillaires ou *Sigillariostrobus*. — Epi pédicellé, strobiliforme, cylindroïde-allongé, formé de bractées lancéolées, coriaces, lâchement imbriquées, dilatées à la base en un support scutellé triangulaire, où sont fixés les organes reproducteurs. On a figuré, en *a*, une bractée isolée et deux scutelles avec des traces de corpuscules, macrospores ou microspores ? (d'après Schimper).

Les rameaux fructifiés consistaient en épis latéraux, prenant naissance vers le haut des tiges, sur les parties anciennes et déjà dépouillées de leurs feuilles. Ces organes étaient articulés à leur point d'insertion ; ils formaient autour de la tige une ou plusieurs rangées circulaires ou verticilles, espacés à des distances et dans un ordre qui variaient selon les types et les espèces.

C'est à la base de bractées ou feuilles plus ou moins transformées et dilatées inférieurement en scutelle que se trouvaient situés les corpuscules reproducteurs des Sigillaires, variables de forme, de taille, de disposition, et sur lesquels il a été impossible jusqu'ici de formuler une opinion bien nette.

M. Grand'Eury figure, comme ayant appartenu peut-être au *S. spinulosa* [1], des feuilles fructifiées dont la base élargie et concave semble présenter l'empreinte d'une graine unique, comprimée et à contours anguleux.

D'autre part, les fragments de strobiles ou épis fructifères de Sigillaires, figurés par Goldenberg et reproduits par Schimper [2], montrent des bractées dont la base scutellée supporte un groupe de spores tétraèdres, dont les unes seraient des macrospores et les autres plus nombreuses et plus petites des microspores. D'après cette manière de voir les bases dilatées des feuilles bractéales feraient ici l'office de sporanges, soit que les spores aient été insérées à découvert, ce qui est fort possible, soit qu'il ait existé, à l'exemple de ce que montrent les Isoétées, un voile tégumentaire très mince et facilement détruit. Selon M. Schimper, les macrospores offraient un diamètre de 1 1/2 à 2 millimètres, tandis que les autres corps que l'on suppose répondre aux microspores atteignaient au plus une dimension transversales de 1 millimètre. Comme le regretté savant strasbourgeois donne, après Binney, des figures très exactes de ces deux sortes d'organes vus sous divers grossissements, il paraît difficile de révoquer en doute la réalité de ses observations non plus que celles de Goldenberg sur lesquelles il appuye les siennes. — Ces sortes de fructifications ont été attribuées par le dernier auteur aux *Sigillaria tessellata* Brgnt. et *intermedia*, c'est-à-dire à des espèces de la section *Rhytidolepis*.

Les feuilles normales des Sigillaires, longues, raides, étroites, pliées longitudinalement en gouttière, étaient parcourues de la base au sommet par une nervure médiane unique.

A côté des Sigillaires propres, M. Grand'Eury place, comme genre subordonné, mais distinct, celui des *Syringodendron* dont les tiges cannelées n'avaient que des cicatrices foliaires superfi-

1. *Fl. carbonifère de Saint-Etienne*, I, p. 163, pl. XIV, fig. 7.
2. *Fl. sarap.*, tab. 10, fig. 1 et 2; — Schimper, *Traité de pal. vég.*, pl. 67, fig. 12 à 21.

cielles, moins nettes et quelque peu différentes de celles qui marquent, chez ces plantes, la face sous-jacente décortiquée. Ces cicatrices sont solitaires ou géminées et ne semblent se rapporter qu'à des organes appendiculaires très faibles, peut-être même normalement avortés, comme ceux de nos Cactées; mais ce qui ajoute de l'intérêt à l'étude des *Syringodendron*, c'est la certitude de connaître leur appareil radiculaire, observé souvent en place par M. Grand'Eury et nommé par lui « Stigmariopsis », tandis que ce savant réserve le nom de *Stigmaria* au type depuis longtemps désigné sous ce terme et qui représente l'appareil radiculaire des vraies Sigillaires. Un très bel exemplaire déposé au musée de l'école des mines de Saint-Étienne montre un *Syringodendron* debout, passant inférieurement à une souche stigmarioïde; les subdivisions de cette souche donnent lieu à des branches radiciformes plongeant dans une direction très oblique, inégales et rapidement décroissantes en épaisseur. Les cicatrices qui parsèment la surface de ce *Stigmariopsis*, dont nous avons un second exemplaire sous les yeux, se distinguent de celles des *Stigmaria*. Ellipsoïdes et comprimées, elles dénotent une insertion oblique des radicules, et la surface de l'écorce, entre les cicatrices, se trouve marquée de rugosités fines et sinueuses qui la rendent comme chagrinée. L'identification de cette espèce avec le *Stigmaria abbreviata* Gold., du carbonifère de Dutweiler [1], ne saurait être douteuse. M. Goldenberg voit dans son échantillon l'appareil radiculaire du *Sigillaria rimosa* [2], attribution qui semble des plus naturelles. C'est à ce type du *Sigillaria rimosa*, que M. Grand'Eury a appliqué le terme générique de *Pseudo-Sigillaria*. Les tiges de cette sorte se rencontrant justement éparses dans la même carrière de Saint-Etienne d'où provient l'échantillon de *Stigmariopsis abbreviata* que nous possédons, on peut se croire autorisé à considérer tous les éléments partiels que nous avons passés en revue comme se rapportant en réalité à un même végétal dont ils représenteraient les diverses parties [3].

1. *Fl. sarapont. foss.*, III, p. 14, tab. 10, fig. 3-6.
2. *Ibid.*, tab. 6, fig. 1-2 et 13.
3. Dans une étude récente (Etudes sur les *Stigmaria*, extr. des *Ann. de c. géol.*, t. XII), M. B. Renault, après avoir établi la nature rhizomatique des vrais *Stigmaria* et leur mode de végétation sous forme de stolons massifs, horizontalement étalés, pourvus concurremment de feuilles sou-

Les *Stigmariopsis*, à l'exemple des vrais *Stigmaria* dont le *St. ficoides* est le type, se terminent souvent en dehors par une souche massive, atténuée supérieurement en dôme, comme si elle n'avait donné lieu à aucun prolongement vertical ou que ce prolongement eût été épais et court. Cette apparence qui a donné lieu à d'étranges suppositions est encore plus prononcée chez les *Stigmaria*. Ceux-ci diffèrent, en apparence au moins, des *Stigmariopsis* par des ramifications plus nombreuses, plus allongées, plus régulièrement cylindriques et dirigées dans le sens horizontal. Les *Stigmaria*, souvent observés en place, se croisent, se superposent et sont toujours pourvus d'appendices fusiformes, distribués en quinconce et que l'on suppose avoir été de consistance charnue. Ces appendices ont été pris pour des feuilles par les uns, pour des radicules par les autres et chacune des deux opinions avait des arguments plausibles à invoquer jusqu'au moment où M. B. Renault est venu les concilier en démontrant[1] que ces organes présentaient tantôt la structure foliaire et tantôt la structure radiculaire. Les appendices qui recevaient de la tige des cordons foliaires, toujours distribués dans un ordre phyllotaxique parfaitement régulier, dominent parfois, à l'exclusion de tout autre, dans certaines parties du végétal souterrain, particulièrement à la partie antérieure. Le mélange des organes foliaires et des organes radiculaires ou enfin la présence exlusive de ces derniers se laissent reconnaître

terraines et de radicules, admet que ces plantes singulières, à mesure qu'elles produisaient des tiges verticales, pouvaient donner lieu à une souche pourvue d'un système purement radiculaire, plongeant et rapidement décroissant. Cet appareil, particulièrement propre à certaines Sigillaires, serait celui auquel M. Grand'Eury avait appliqué le nom de *Stigmariopsis* et qui servait de support aux *Syringodendron*. Ces derniers seraient alors des bases de tiges décortiquées, passant supérieurement au type des vraies Sigillaires. Les *Stigmariopsis* et *Syringodendron* disparaîtraient ainsi de la nomenclature, sinon à titre de parties accessoires; ils représenteraient l'appareil purement rhizoïde et la souche enracinée de certaines Sigillaires. — L'évolution aérienne des tiges de Sigillaires, d'après le même auteur, se serait produite beaucoup plus rarement dans les époques les plus anciennes. La vie souterraine, à l'aide d'un rhizome horizontal et submergé, aurait constitué l'état primitif et le plus ordinaire, chez les Sigillaires des périodes reculées. Plus tard, le type aérien aurait tendu à prévaloir, et les Sigillaires les plus récentes se seraient surtout manifestées sous cette forme.

1. Voy. B. Renault, *Cours de botanique fossile, première année*, p. 159-160, Paris, 1881.

dans d'autres parties. Il en résulte que les *Stigmaria*, au moins ceux du type *Ficoides*, étaient de véritables rhizomes pouvant vivre souterrainement d'une vie propre et émettre à certain moment, mais non pas toujours ni dans tous les cas, des tiges

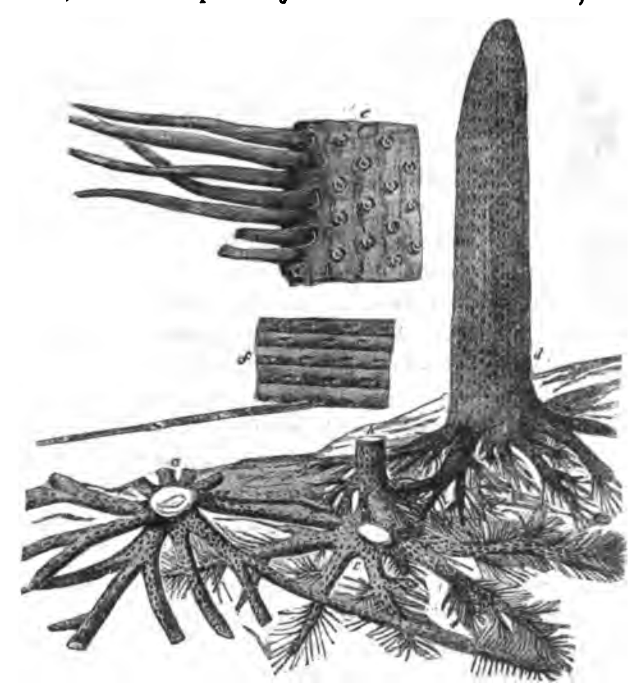


Fig. 21. — *Appareil rhizoïde (Stigmaria) et développement végétatif des Sigillaires.* — *a*, *b* et *c* représentent l'appareil rhizoïde ou rhizome souterrain ramifié-dichotome des Sigillaires, connu sous le nom de *Stigmaria* (*Stigmaria ficoides* (Brngt.), d'après les figures de M. Grand'Eury. *e* montre un tronçon grossi du même appareil avec les cicatrices d'insertion des organes appendiculaires qui répondent à de vraies feuilles charnues et submergées, comme les rhizomes qui les portaient et dont elles se détachaient, en donnant lieu à une cicatrice caractéristique. A ces feuilles (selon M. B. Renault), étaient associées des radicelles qui tantôt se mêlaient aux feuilles ou leur succédaient et tantôt garnissaient les prolongements rhizoïdes du *Stigmaria*. *d* représente une tige aérienne et verticale en voie de développement, surgissant d'une base stigmarioïde, d'après un exemplaire trouvé en place dans un tunnel près de Friedrichsthal. La tige aérienne, en se développant, produisait inférieurement de vraies racines et formait la souche, le plus souvent décortiquée, qui correspond aux *Syringodendron*. *f* représente l'écorce du *Sigillaria Cortei* Brngt., avec une feuille située près de la place qu'elle occupait naturellement.

aériennes et verticales, constituant les vraies Sigillaires. La structure anatomique du *Stigmaria ficoides*, examinée dans les plus petits détails, le démontre suffisamment par le rapport in-

time qu'elle manifeste entre les deux catégories de tiges. Les différences ne proviennent que du rôle distinct qui leur était attribué, les unes demeurant ensevelies et traçantes au sein de la vase molle des marécages, les autres s'élançant en colonne à un moment donné pour se couronner d'un faisceau de feuilles et donner finalement le jour aux organes reproducteurs.

Ainsi, les *Stigmaria* formaient la souche permanente de la plante dont la Sigillaire représentait la production adventive; celle-ci rapidement évoluée, mais lente à se constituer, sortait d'un bourgeon souterrain configuré en dôme, peut-être susceptible de demeurer longtemps à l'état latent avant de s'allonger. Ce bourgeon se serait conservé dans quelques cas très rares.

La même particularité organique, consistant en ce que les tiges aériennes auraient pris naissance sur un rhizome souterrain, paraît avoir été commune aux Calamites, aux Lépidodendrées et aux Sigillaires. S'ensuit-il que celles-ci aient été des Cryptogames au même titre que les deux premiers groupes? Nous ne le pensons pas, et la structure intime de leurs tiges et de leurs rhizomes nous affermirait plutôt dans une opinion opposée. Elle nous découvre qu'il s'agit de plantes chez lesquelles les éléments histologiques étaient déjà distribués d'après une ordonnance à laquelle les Phanérogames n'ont elles-mêmes cessé de se conformer. Il est vrai que ces mêmes plantes confinaient encore aux Cryptogames par leurs organes reproducteurs, sans que pourtant la mesure exacte de cette affinité ait pu être déterminée jusqu'ici, faute de document précis et en l'absence de toute analyse microscopique de ces organes.

Mais on conçoit, *à priori*, que cette affinité présumée a dû se manifester par une structure des microspores presque semblable à celle de ces mêmes organes chez les Cryptogames. Cette microspore, mise en contact avec les macrospores peut-être déjà adhérentes à la superficie du support bractéal, a pu en opérer la fécondation avec ou sans l'intervention d'un anthérozoïde mobile. L'ovule macrosporique fécondé sur place se serait détaché plus tard à l'état de graine, en développant une sorte d'embryon. Telle est la série des phénomènes que l'esprit peut entrevoir. Il ne saurait être question que d'une conjecture, mais l'étude des grains de pollen fossiles qui va suivre tend à la confirmer, et les feuilles fructifiées avec empreinte d'une graine unique à leur base,

figurées par M. Grand'Eury et rapportées par lui au *Sigillaria spinulosa* [1], lui prêtent un certain degré de vraisemblance. Ce qui est certain, c'est que par leur structure caulinaire les Sigillarinées nous transportent immédiatement au-delà des Cryptogames, en nous offrant un plan d'organisation nouveau, destiné à se développer graduellement; mais, comme tout ce qui commence, ce plan comporte à la fois le germe des évolutions futures et d'inévitables liaisons avec l'état de choses antérieur.

Avant d'achever le tableau des caractères du stade progymnospermique, il nous reste à insister sur la structure intime de certains organes reproducteurs, ayant appartenu à des végétaux de ce même stade, organes isolés de leurs tiges et observés en grand nombre dans les couches du terrain carbonifère.

Ce sont des graines converties en silice, accompagnées de grains de pollen, recueillies soit auprès de Saint-Étienne, soit aux environs d'Autun. Leur analyse microscopique a été l'objet de magnifiques travaux de la part de M. A. Brongniart et de M. B. Renault, son élève et son continuateur. Ces graines offrent une structure des plus variées et des plus achevées, plus parfaite même à bien des égards par la complexité des tissus que celle des graines de beaucoup de Gymnospermes actuelles. Elles rappellent particulièrement, par le double système vasculaire de leur tégument, les organes correspondants des Cycadées, des Taxinées et surtout des Salisburiées. M. Brongniart les a distribuées dans un certain nombre de genres, sans tenir compte de leur rapprochement probable avec d'autres types déterminés de tiges et d'empreintes de feuilles ; mais ce rapprochement ne pouvant être opéré d'une manière certaine ou du moins très vraisemblable que pour un nombre restreint de ces graines observées au contact ou dans le voisinage des rameaux qui les portaient, il est plus naturel de les laisser provisoirement dans des genres spéciaux, en tenant compte des particularités qui les distinguent. Les genres établis par M. Brongniart sont divisés en deux groupes, l'un contenant les graines comprimées à symétrie binaire, l'autre réunissant les graines à symétrie rayonnante, c'est-à-dire polygones ou circulaires. Le premier comprend les genres *Cardiocarpus*, *Rhabdocarpus*, *Diplotesta*, *Sarcotaxus*, *Taxospermum* et

1. Grand'Eury, *l. c.*, I, p. 163, pl. XIV, fig. 7 et 7 [1].

Leptocaryon; dans le second se placent les *Pachytesta*, *Trigonocarpus*, *Tripterospermum*, genres trigones; les *Ptychotesta*, *Hexapterospermum*, *Polypterospermum*, *Polylophospermum* à six parties ou côtés; les *Eriotesta*, *Codonospermum*, à huit parties; enfin les *Stephanospermum* et *Æthiotesta*, dont la structure est toute particulière. On sait du reste, par l'exemple du Ginkgo,

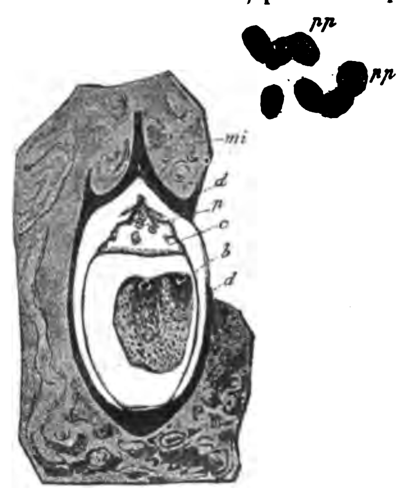


Fig. 25. — Structure intérieure d'une graine de Progymnosperme, genre *Stephanospermum* Brngt. — Coupe longitudinale d'une graine entière assez fortement grossie de *Stephanospermum akenioides* Ad. Brngt. A l'intérieur du testa *d* ou enveloppe extérieure de nature cornée, on distingue, en *b*, la membrane du sac embryonnaire. Cette membrane, détachée du nucelle dans le haut, est tendue horizontalement de manière à laisser un espace vide ou cavité intérieure, qui constitue la chambre pollinique, *c*, et renferme plusieurs grains de pollen, *p*. — Ces grains de pollen ont dû s'introduire par le canal micropylaire, *mi*, creusé dans la partie supérieure du testa terminé en pointe aiguë. A l'intérieur du sac embryonnaire, on distingue l'endosperme ou albumen qui représente un prothalle inclus et laisse voir, à son bord supérieur, les traces de deux corpuscules ou archégones, organes femelles destinés à recevoir l'imprégnation fécondante par l'intermédiaire de la vésicule pollinique, provenant de la germination des grains de pollen. Ici les grains de pollen se rapportent à une époque antérieure aux préliminaires de la fécondation qui n'est pas encore opérée. Seulement un degré plus fort de grossissement les montre, en *p p*, subdivisés à l'intérieur en un corps pluricellulaire. Cette subdivision, correspondant au prothalle mâle, ne se produisait, à ce qu'il paraît, qu'au sein de la chambre pollinique, et lorsque l'ancienne graine était déjà détachée de la tige.

avec quelle facilité les graines à deux carènes peuvent passer à la forme triangulaire. Cette multiplicité de formes est en résumé bien en rapport avec les variations secondaires, inhérentes au plan caulinaire, que nous avons constatées dans notre revue des tiges des Progymnospermes. En examinant cette foule de

types, nous aurons uniquement pour objet la recherche des particularités relatives au mécanisme reproducteur du stade que nous considérons. Certaines catégories (*Cordaispermum* ou *Cardiocarpus*, *Diplotesta*, *Leptocaryon*, *Taxospermum*, *Rhabdocarpus*) dont M. Renault a composé une section, sous le nom de Cordaïspermées, et qu'il regarde comme représentant les graines des Cordaïtées, fixeront plus loin notre attention, lorsqu'il sera question de cette famille de plantes.

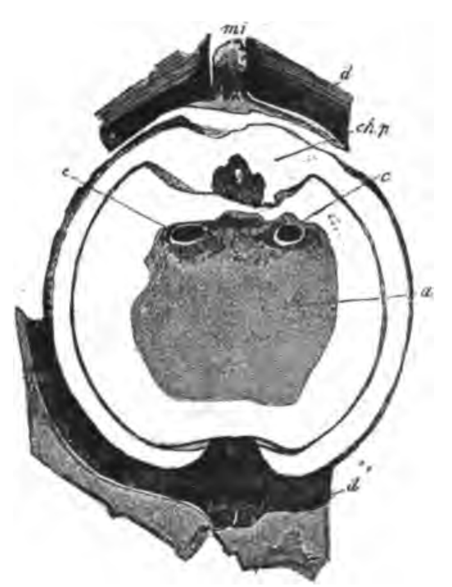


Fig. 26. — Coupe longitudinale d'une graine de *Cardiocarpus sclerotesta* Ad. Brngt., légèrement grossie. — On distingue, en dedans d'un testa épais en partie détruit, *d*, ouvert au sommet à l'endroit du micropyle, *mi*, au centre, en *a*, l'endosperme ou albumen montrant dans le haut deux corpuscules, *c*, disposés symétriquement, immédiatement au-dessous de la chambre pollinique, *ch. p.*, qui est ici peu développée et creusée dans la partie supérieure du nucelle.

Malgré leurs diversités apparentes, toutes ces graines présentent une organisation sensiblement pareille : l'ouverture micropylaire constitue, à partir de leur sommet, un canal plus ou moins étroit et profond qui descend à travers les tissus du testa et aboutit inférieurement à une cavité plus ou moins large, de forme conique, nommée « chambre pollinique » par M. Brongniart et dont ce savant a retrouvé des traces dans l'ovule des Cycadées actuelles. Cette cavité lui a paru résulter de l'écarte-

ment et de la disjonction des cellules d'une partie du tissu nucellaire dont le sommet se creuse, vers le moment de la fécondation, de manière à former un canal en connexion avec l'ouverture du micropyle. Les grains de pollen entraînés dans cette ouverture peuvent ainsi pénétrer jusque dans la cavité intérieure irrégulière, simple ou divisée en plusieurs compartiments, qui remplace chez les Cycadées la chambre pollinique plus étendue et mieux définie des graines progymnospermiques. Il y aurait donc, chez nos Cycadées, comme un vestige reconnaissable bien qu'amoindri d'un état antérieur qui aurait perdu sa raison d'être.

La chambre pollinique se montre déjà réduite dans les graines de Cordaïtées, mais dans d'autres graines appartenant sans doute à des types moins élaborés et plus éloignés des nôtres, particulièrement dans les *Stephanospermum*, *Pachytesta*, *Codonospermum*, la chambre pollinique occupe un compartiment déterminé, immédiatement au-dessous du canal micropylaire et au-dessus du sommet de l' « endosperme ». On reconnaît cette chambre à l'écartement et au déchirement visibles du tissu cellulaire, le long de ses parois, et inférieurement elle s'étend jusqu'au contact de la membrane du sac embryonnaire. Le sommet de l'endosperme, que nous assimilons à un prothalle inclus, est bien nettement visible dans la plupart des graines figurées par M. Brongniart dans son grand mémoire; ce sommet arrondi se termine par un mamelon, c'est le « mamelon d'imprégnation » avec lequel l'organe mâle se trouve directement en contact, lors de la fécondation, et par l'intermédiaire duquel cet organe est mis en rapport, à ce qu'il semble, avec les corpuscules. Des deux côtés et à une certaine distance du mamelon, ces corpuscules se montrent dans une foule de cas, au nombre de deux seulement, selon les apparences. C'est ce que laissent voir notamment, parmi les échantillons fossiles, les *Cardiocarpus sclerotesta* et *tenuis*, le *Leptocaryon avellana*, plusieurs *Rhabdocarpus*, le *Taxospermum Gruneri* Brngt. et le *Stephanospermum akenioides*. On remarque parfois dans le *Rhabdocarpus* l'épaisseur et la saillie du mamelon d'imprégnation (*Rhabdocarpus conicus* Brngt. et *Cyclocaryon* Brngt.).

Enfin, il est facile de constater, à l'aide d'une comparaison attentive, à quel point ces mêmes parties ressemblent à celles

du *Ginkgo biloba*. La figure de Strasburger que nous reproduisons fait ressortir cette analogie sous le triple rapport du mamelon apical, de la disposition et de la forme des corpuscules. La similitude des deux parts est réellement frappante, et elle semble dénoter une affinité parfaitement en rapport avec l'ancienneté du groupe des Salisburiées. La même analogie se manifeste également par la manière dont s'opérait la fécondation des anciennes graines, puisque ces graines étaient parve-

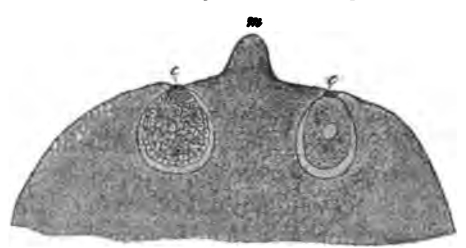


Fig. 27. — Coupel ongitudinale de la partie supérieure de l'endosperme ou prothalle inclus d'une graine de *Ginkgo biloba* Kæmpf. grossie fortement. — L'endosperme est ici reproduit isolément et surmonté, en *m*, du mamelon d'imprégnation, destiné à faciliter la fécondation en dirigeant les vésicules polliniques vers les corpuscules, *c*, à l'aide de canalicules. Ce mamelon, ainsi que les canalicules situés à sa base, ont été observés dans plusieurs des graines fossiles, analysées par Ad. Brongniart, entre autres dans le *Cardiocarpus tenuis*. Des deux côtés du mamelon *m*, se montrent, en *c*, deux corpuscules ou archégones enclos dans la substance de l'endosperme et attachés à ses bords supérieurs par la cellule du canal. L'un de ces deux corpuscules vient d'être fécondé; il laisse voir une lacune centrale remplaçant le nucleus résorbé, tandis que des points nucléolaires annoncent la prochaine apparition de nombreuses subdivisions cellulaires. Ces subdivisions se trouvent réalisées dans l'autre corpuscule qui donnera bientôt naissance à l'embryon. — Il est facile de constater l'analogie frappante des corpuscules du Ginkgo avec les parties correspondantes des graines de la plupart des Progymnospermes. Les figures 25, 26 et 27 comparées entre elles aideront à faire ressortir ce rapprochement (d'après Strasburger).

nues à maturité et s'étaient détachées des arbres qui les produisaient, au moment où elles furent entraînées dans des eaux chargées de silice. Le séjour au fond de l'eau facilite de nos jours, loin de l'arrêter, l'opération germinative. Pourtant, toutes ces graines, bien que leur conduit micropylaire et la cavité qui le suit soient occupés le plus souvent par des grains de pollen, ne sont visiblement pas encore fécondées. La présence des corpuscules montre qu'elles étaient arrivées au moment qui précède immédiatement l'imprégnation, sans présenter aucune trace de développement embryonnaire.

Or, c'est là justement ce qui se passe de nos jours pour les

graines de Cycadées et pour celles du Ginkgo, qui, lors de leur pleine maturité et longtemps après avoir admis des grains de pollen dans leur micropyle, achèvent leur évolution intérieure et la complètent par le développement de l'endosperme et l'apparition des corpuscules. Dans le Ginkgo, comme dans les graines fossiles, ces corpuscules sont au nombre de deux; ils sont collatéraux et assez éloignés du mamelon d'imprégnation. Chacun d'eux doit être fécondé séparément. L'évolution de l'organe femelle est certainement ici plus éloignée de son terme que chez les Conifères. Dans ces dernières, les corpuscules tendent à se rapprocher en se groupant vers le milieu de l'endosperme, de manière à occuper finalement la place du mamelon d'imprégnation. Bien que déjà voisins, les corpuscules des Abiétinées sont encore fécondés séparément; mais ceux des Cupressinées se touchent et dès lors il suffit du contact d'un seul tube vésiculaire pollinique, appliqué contre leurs orifices réunis, pour en opérer la fécondation.

Il est donc incontestable que le processus de l'organe femelle des progymnospermes dénote un degré évolutif moins achevé que celui que les Conifères se trouvent avoir atteint. Par contre, les Cycadées et les Salisburiées se sont arrêtées à ce premier terme, bien que, sous d'autres rapports, ces types se soient avancés au delà du stade progymnospermique et qu'ils aient cessé d'en faire partie. Si l'on cherche à définir d'une façon générale la signification que présente dans ce stade l'organe femelle, on est amené à reconnaître que l'assimilation de l'endosperme à un prothalle inclus et des corpuscules aux archégones se manifeste ici bien plus clairement que dans les états subséquents. La saillie même du mamelon nucellaire, l'écartement des tissus au sein desquels se creuse la cavité pollinique tendent à faire soupçonner l'existence antérieure d'un prothalle à archégones collatéraux, qui aurait été « sub-inclus », c'est-à-dire qui se serait étalé d'abord un peu en dehors du tégument de la macrospore. La macrospore, peut-être multiple primitivement, comme tendrait à le prouver la présence transitoire de plusieurs sacs embryonnaires chez les Taxinées, ensuite solitaire, fixée au macrosporange et germant sur place, serait devenue à la fin tout à fait intérieure; elle aurait attendu dès lors au sein des tissus, à travers lesquels le canal du micropyle et la cavité pol-

linique ménagent un accès, le contact des éléments mâles; — ces derniers ont aussi une signification importante.

Les grains de pollen, à peu près unicellulaires chez les Angiospermes, bi-tricellulaires chez les Gymnospermes, se montrent nettement pluricellulaires chez les Progymnospermes. Ils présentent ainsi la trace certaine du mouvement évolutif auquel ils ont cédé et qui a opéré en eux la réduction graduelle de parties devenues inutiles. Cette subdivision intérieure en plusieurs cellules est visible dans tous les grains de pollen de l'âge carbonifère, observés jusqu'ici soit à l'intérieur des ovules convertis en silice, soit isolément dans les magmas siliceux. Elle représente incontestablement le prothalle mâle inclus, en voie de déclin et sur le point de devenir rudimentaire. Il n'est pas vraisemblable effectivement, bien qu'il n'y ait pas d'impossibilité à le concevoir, que le corps cellulaire de l'endospore mâle fût encore destiné à donner naissance à des anthérozoïdes. L'intervention du mamelon nucellaire et les indices de passages ou canalicules qui semblent avoir conduit de ce mamelon aux corpuscules impliqueraient plutôt le contraire et il semble admissible que les grains de pollen fossiles, lors de la rupture de l'exine, aient dû livrer passage à une vésicule provenant de l'une des cellules absorbant le contenu protoplasmatique de toutes les autres. Mais le processus fécondateur des grains de pollen progymnospermiques nous étant inconnu, il vaut mieux s'en tenir à ce qui a été constaté à leur égard, grâce aux observations de M. B. Renault.

Leur dimension en rapport avec leur complexité endosporique est des plus remarquables. D'après des documents que nous devons à la bienveillance de M. Renault, des grains de pollen observés en grand nombre dans la chambre pollinique d'un *Pachytesta* atteignent jusqu'à un demi-millimètre, sous leur plus grand diamètre, c'est-à-dire qu'ils excèdent huit fois et demi les grains de pollen des Mélèzes qui sont les plus gros de ceux des Conifères et près de douze fois ceux des Cycadées, des Salisburiées ou des Éphédrées. Les grains de pollen des Dolérophyllées sont presque aussi gros que les précédents; ils présentent sur une de leurs faces un double sillon longitudinal qui répond aux lignes selon lesquelles s'opérait, dans cette espèce, la déhiscence de l'exine. Les grains de pollen d'un *Æthiotesta*, déjà plus petits, ont cependant leur grand axe huit fois plus long que celui des

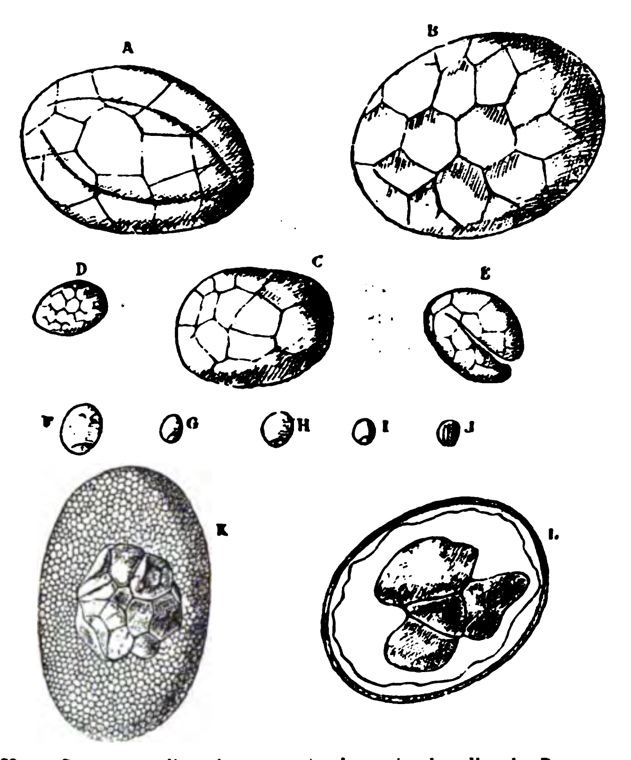


Fig. 28. — *Structure et dimension comparées des grains de pollen des Progymnospermes paléozoïques et de ceux des Phanérogames actuelles.* — Pour faciliter la comparaison, les grains de pollen depuis A jusqu'à J ont été représentés sous un même grossissement, d'environ cinquante fois. Les grains de pollen A, B, C, D, E, sont fossiles et appartiennent à des types paléozoïques. Les grains de pollen F, G, H, I et J sont ceux de Gymnospermes vivantes et choisis parmi les plus gros; — A, grain de pollen d'un *Dolerophyllum*, recueilli sur l'appareil mâle présumé de ce type. On distingue à sa surface deux sillons dans le sens desquels s'opérait la déhiscence et, à l'intérieur, les traces d'une division pluricellulaire de l'endospore; il en est de même pour tous les grains paléozoïques. — B, grain de pollen observé dans la chambre pollinique d'un *Pachytesta;* il représente la plus forte dimension qui ait été encore constatée. — C, autre grain de pollen observé dans la chambre pollinique d'un *Pachytesta*, associé à plusieurs autres de nature diverse. — D, grain de pollen renfermé dans la chambre pollinique d'un *Æthiotesta;* la division cellulaire est très visible dans l'original. — E, grain de pollen dont le tégument est rompu à l'aide d'une fente longitudinale, observé dans la chambre pollinique d'un *Codonospermum*. — F, grain de pollen d'un *Larix*. — G, id., d'un *Thuya*. — H, id., du *Ginkgo*. — I, id., d'un *Ceratozamia*. — J, id., de l'*Ephedra campylopoda*. Ce dernier présente à sa surface trois sillons longitudinaux marquant le sens selon lequel s'opère la déhiscence. Tous les autres laissent voir à leur base la trace d'une subdivision cellulaire, dernier vestige de l'endospore pluricellulaire des grains de pollen paléozoïques. — K, grain de pollen très fortement grossi d'un *Cordaites*, observé à l'intérieur de la chambre pollinique de l'ovule d'une espèce de ce type. Sous un tégument finement réticulé à la surface, on distingue la division cellulaire centrale qui commence à s'effectuer. La dimension, sur la ligne du plu grand diamètre, mesure un douzième de millimètre. — L, contour d'un autre grain de pollen rencontré dans l'ouverture micropylaire d'un Pachytesta. On distingue l'exine ou tégument extérieur résistant, l'intine repliée sur elle-même et, dans l'intérieur, quelques divisions cellulaires. Ce grain de pollen mesurait un diamètre réel de 1/2 milliémtre. — Les figures précédentes sont dues à M. B. Renault, qui a bien voulu les exécuter à notre intention.

grains de pollen du *Ceratozamia*. Mais on doit constater de très grandes variations dans la dimension des grains de pollen fossiles, d'après les genres que l'on examine. Ceux du *Stephanospermum achenioides* mesurent 13 millimètres sur leur grand axe, sous un grossissement de 150 diamètres ; c'est environ le double de la dimension de ceux des Cycadées et des Ginkgos. Un des grains de pollen de Cordaïte, figuré par M. B. Renault, présente à peu de chose près la même proportion. Toutes ces microspores polliniques ont leur exine finement chagrinée et leur contenu peut comprendre depuis 8 jusqu'à 12 et 18 cellules dont les parois sont parfaitement visibles à travers la membrane exosporique. Cette production intérieure, véritable prothalle inclus, était elle-même sujette à un développement successif, assimilable à une véritable germination. Considérés dans l'anthère ou peu de temps après leur sortie de cet organe, les grains de pollen en question affectent généralement des dimensions moindres. Leur accroissement subséquent est évalué par M. Renault à un tiers du diamètre primitif. La division cellulaire est alors à son début, mais elle s'accuse davantage, après un séjour plus ou moins long de ces grains dans la chambre pollinique. C'est là que s'achevait leur maturité pendant que l'organe femelle, d'abord à peine ébauché, se complétait de son côté par la formation des corpuscules. Alors seulement s'effectuait la fécondation suivie de l'apparition de l'embryon, pendant que la graine était déjà enfouie dans le sol. Tous ces phénomènes, par leur raison d'être, nous ramènent en arrière jusque dans le stade cryptogamique que les Progymnospermes venaient à peine de quitter, lorsqu'elles fixèrent les traits de leur organisation.

N'oublions pas qu'il faut plusieurs semaines aux microspores des Sélaginellées et des Isoétées, à partir du moment où commence leur germination, pour compléter le développement de leur prothalle rudimentaire et celui des cellules mères des anthérozoïdes. Véritables microspores, les grains de pollen des Phanérogames primitives possédaient, selon toute apparence, un prothalle moins réduit qui faisait hernie au-dehors de l'enveloppe exosporique, lors de la germination. Mais à partir d'un moment que nous ne pouvons fixer, la division cellulaire suivie d'une concentration protoplasmique, d'où sortent les anthérozoïdes,

cessa de s'opérer et, le protoplasma restant diffluent, l'anthéridie versa directement son contenu dans le corpuscule, en pénétrant jusqu'à lui à travers les tissus écartés et ramollis. Cette différence, la seule essentielle qui distingue les Gymnospermes des Cryptogames, a pu être des plus insignifiantes au début. Elle se résumait dans l'absence d'une formation nucléolaire; mais le but à atteindre, l'imprégnation fécondante, se trouvait assuré au moyen d'un procédé nouveau. Il dut prévaloir comme plus efficace, en même temps qu'il résultait d'un mouvement de simplification organique dont toutes les parties de l'appareil reproducteur des Phanérogames portent la trace, si on les compare au type antérieur dont cet appareil n'est qu'un prolongement et une réduction.

CHAPITRE II

STADE PROGYMNOSPERMIQUE (SUITE)

Les Dolérophyllées. — Les Cannophyllitées. — Les Cordaïtées. — Les Salisburiées prototypiques. — Evolution particulière des Cycadées.

Le stade dont nous venons de fixer les traits généraux marque le point de départ de tout l'ensemble des plantes supérieures. De ce stade, comme d'une sorte de fond commun, ont anciennement émergé des séries ou races végétales très diverses. Sorties du même berceau, mais engagées ensuite dans des voies différentes et séparées par des intervalles sensiblement inégaux, ayant eu des destinées aussi variées que leurs aptitudes acquises et le rôle qui leur a été dévolu, ces races s'avancèrent plus ou moins, en accentuant graduellement leurs caractères, à mesure qu'elles se perfectionnaient. Leur évolution respective présente ainsi des particularités qui méritent avec d'autant plus de raison d'attirer notre regard qu'il s'agit de groupes doués pour la plupart d'une puissante personnalité. Dans le cours de leur développement, ces groupes ont donné lieu à des combinaisons organiques aussi nombreuses que saillantes; mais bien qu'ils se rattachent tous au stade progymnospermique et qu'ils soient compris dans les limites que nous lui assignons ou du moins qu'ils les aient côtoyées de très près, plusieurs d'entre eux cependant s'en écartent à certains égards. C'est par l'étude de ces traits partiels de divergence et de transformation qu'il devient possible de reconstituer le tableau des modifications, à l'aide desquelles d'autres végétaux plus complètement changés durent cesser un jour d'appartenir au stade que nous considérons et qu'ils ont certainement traversé.

Ces liaisons indirectes, ces affinités mal définies et cependant réelles qui résultent, selon nous, de termes successifs franchis par les uns, non dépassés par les autres qui s'y attardent, nous les constatons à chaque pas au milieu des types dont l'étude fera l'objet de ce chapitre et qui sont à nos yeux les parents, les frères aînés ou les collatéraux de ceux que nous inscrirons à leur suite, comme constituant le stade gymnospermique. L'inégale intensité de l'impulsion évolutive a eu pour conséquence nécessaire la production de types mixtes. La structure histologique a pu, on le conçoit, résister au changement chez certains végétaux, tandis que la structure intime des organes reproducteurs se modifiait profondément, et l'inverse a pu également s'effectuer. C'est pour cela que les Cordaïtées, les Cycadées et dans un sens les Salisburiées nous offrent l'exemple de végétaux qu'il est difficile de ne pas ranger auprès des Progymnospermes vers lesquelles les rejettent certains des traits décisifs, tandis que, par d'autres traits d'une égale importance, ces mêmes groupes tiennent aux Gymnospermes propres. Mais cette difficulté de rencontrer une limite exactement interposée, loin d'être un obstacle à la doctrine de l'évolution, la favorise au contraire. Elle nous fait voir le règne végétal distribué en séries parallèles, toujours en marche, non pas vers un but unique et par un seul chemin, mais tendant à la perfection relative dans plus d'une direction à la fois et par des voies assez divergentes pour conduire à des résultats parfois similaires, sans passer par les mêmes défilés ni faire jamais prévaloir des combinaisons absolument identiques. Nous arriverons ainsi pas à pas au seuil du stade gymnospermique. Celui-ci ne sera pour nous que la conséquence extrême du précédent, ou mieux encore une des conséquences qu'il a engendrées et la plus féconde, si l'on fait abstraction des plantes tout à fait supérieures, venues les dernières à la suite d'une élaboration prolongée et longtemps obscure.

Les Dolérophyllées et les Cannophyllitées.

Nous allons d'abord jeter les yeux sur un groupe de plantes signalé dernièrement par l'un de nous sous le nom de Dolérophyllées, groupe longtemps confondu avec celui des Fougères, et

qui se range dans le stade progymnospermique, non-seulement par son appareil végétatif, mais par ce que l'on connaît de ses organes reproducteurs. La nature ambiguë des Dolérophyllées, ballottées à plus d'une reprise des Filicinéee aux Cycadées, les analogies lointaines, si l'on veut, mais fondées sur bien des indices, qui les rapprochent soit des Cordaïtées, soit des Salisbu-



Fig. 29. — *Tige présumée des Dolérophyllées.* — Fragment d'une tige adulte, écrasée et convertie en houille, présentant les cicatrices d'insertion des anciennes feuilles. Cette tige est encore revêtue de son épiderme qui forme une mince pellicule de houille, enlevée par place et découvrant la couche inférieure fibro-ligneuse. Les cicatrices foliaires, bien visibles, sont larges et limitées par une sorte de bourrelet circulaire. Le lambeau couché en travers et obliquement sur cette tige est celui d'une feuille de Cordaïte entrainée par hasard (d'après un échantillon recueilli par M. Grand'Eury et communiqué par lui).

riées, au moyen desquelles on passe sans trop d'efforts aux Taxinées, tous ces caractères marquent bien la place de ces plantes au point de notre étude auquel nous sommes parvenus. Il n'est pas même jusqu'à l'obscurité qui dérobe la connaissance précise du port extérieur de ce type et de sa structure caulinaire qui ne nous engage à le considérer en ce moment;

car il n'y aurait rien d'invraisemblable à admettre que les Dolérophyllées représentassent les organes appendiculaires, détachés, de quelques-unes des tiges dont nous avons précédemment signalé la structure, sous le nom collectif de Calamodendrées.

Les Dolérophyllées étaient de grands végétaux, pourvus de feuilles un peu charnues ou du moins épaisses et cartilagineuses, largement orbiculaires, entières sur les bords dont la marge était cornée par un mince ourlet. Ces feuilles échancrées en cœur,

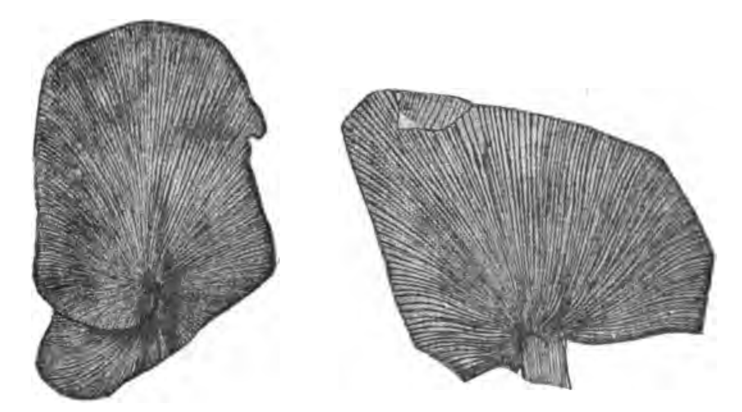


Fig. 30 et 31. — *Feuilles de Dolérophyllées encore adhérentes à la tige.* — Ces figures reproduisent deux échantillons recueillis à Saint-Etienne par M. Grand'Eury. Elles montrent des feuilles de *Dolerophyllum* occupant sur une tige ou rameau jeune leur place naturelle. L'une d'elles embrasse étroitement la tige qu'elle laisse apercevoir à sa base; l'autre (à gauche) la recouvre de ses auricules superposées (1/2 grandeur naturelle). — Les feuilles de cette espèce de *Dolerophyllum*, la plus répandue de toutes dans les couches de Saint-Etienne, varient beaucoup et atteignent généralement une dimension plus considérable.

auriculées ou simplemeut atténuées en coin obtus s'attachaient par une base sessile, donnant lieu à une cicatrice d'insertion transversalement annulaire, sur le rameau qu'elles embrassaient étroitement, en l'entourant de leurs auricules. Rapprochées à de faibles distances l'une de l'autre et, dans bien des cas, semiemboîtées, elles paraissent avoir été rangées dans un ordre spiral d'insertion et il leur arrivait de se détacher pêle-mêle du rameau qui les portait ou encore d'entraîner ce dernier dans leur chute. Quelquefois même on les rencontre encore en connexion directe avec la tige et occupant sur elle leur position naturelle; dans

d'autres cas on observe, à côté même des feuilles accumulées, des fragments considérables de tiges adultes et aplaties, lisses à la surface et marquées de stries longitudinales très fines. Ces tiges laissent voir des cicatrices discoïdes d'insertion espacées et distribuées en quinconce, telles que les Dolérophyllées devaient les présenter, lorsque leur stipe avait acquis de l'épaisseur. Il est visible par ces détails que les feuilles, de même que les axes



Fig. 32. — *Bourgeon d'une Dolérophyllée.* — Bourgeon détaché avant son développement (gr. nat.), d'après un échantillon converti en silice ferrugineuse, provenant du permien rouge de l'Oural, trouvé et communiqué par M. R. Tournouër.

secondaires et les tiges elles-mêmes, rapidement évoluées, devaient se désarticuler et tomber promptement, soit isolément, soit en gardant quelques connexions mutuelles, de manière à joncher le sol, sur certains points, de leurs débris accumulés.

Ce qui est certain c'est que les feuilles et par conséquent les rameaux qu'elles garnissaient se dégageaient à un moment donné de gros bourgeons coniques dont plusieurs échantillons encroûtés de silice sont arrivés jusqu'à nous. Ils proviennent tous ou presque tous du permien rouge du gouvernement de l'Oural et ont été signalés par Kutorga, puis par Gœppert qui avait

cru reconnaître en eux des bourgeons floraux de Musacées. Enfin, un de ces exemplaires, venu entre les mains de l'un de nous et préparé par M. B. Renault, a livré le secret de sa structure anatomique et le doute ne saurait exister au sujet de son attribution au groupe des Dolérophyllées, dont il représente une des dernières espèces, le *Dolerophyllum Gœpperti* Sap. (*Nœggerathia cyclopteroides* Gœpp.). Dans ce bourgeon, déjà remarquable par sa très grande taille et formé d'un bon nombre de feuilles superposées, en voie de développement, la vernation est convolutive, et cette seule considération oblige de ranger la plante, à laquelle un pareil organe a appartenu, auprès des Phanérogames.

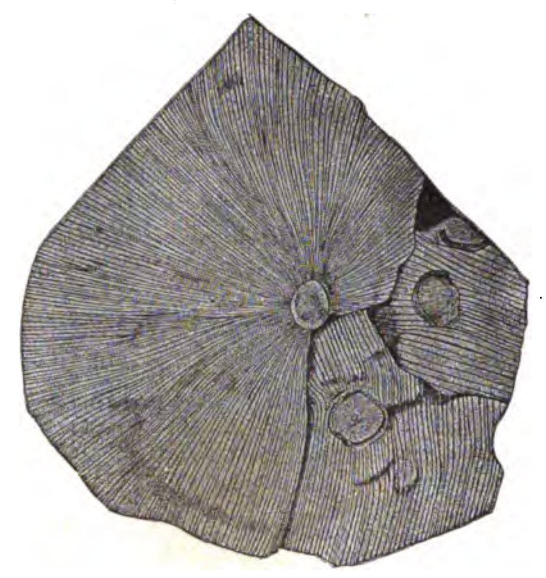


Fig. 33. — *Feuille et lambeaux d'écorce de Dolérophyllées.* — Feuille détachée de grande taille, couchée sur des lambeaux de tige comprimés ou lames corticales, pourvus de cicatrices d'insertions foliaires, très nettes (d'après un échantillon recueilli à Saint-Etienne par M. Grand'Eury, 1/2 grandeur naturelle).

Les feuilles des Dolérophyllées, plus ou moins amples, ovales ou orbiculaires selon les espèces, variables même selon les parties de la tige qu'elles occupaient et pourvues d'auricules, tantôt repliées sur elles-mêmes, tantôt divergentes et échancrées en cœur, comprenaient une foule de nervures, partant de la base

pour rayonner à travers le limbe en donnant lieu à des subdivisions dichotomes qui se répétaient jusqu'à la marge, cernée

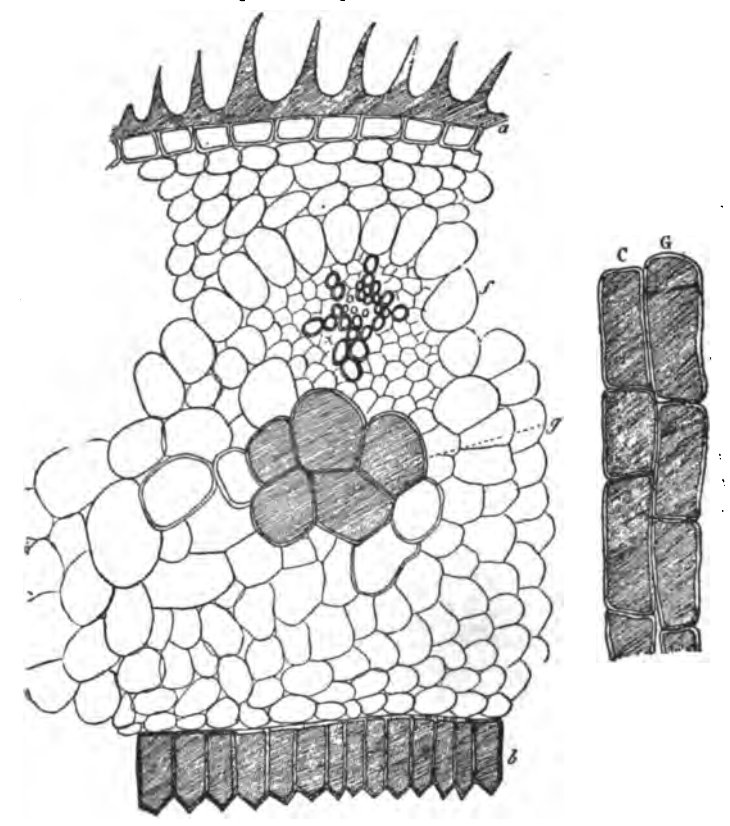


Fig. 34. — *Coupe transversale d'une portion de feuille prise dans le bourgeon d'une Dolérophyllée.* — Cette coupe, reproduite d'après un croquis de M. B. Renault, est vue sous un grossissement de cinquante fois le diamètre. On distingue, entre les deux épidermes, dont l'un, *a*, correspond à la face supérieure et se montre garni de poils et l'autre, *b*, présente des cellules en palissade, très denses : en *f*, au milieu d'un parenchyme parsemé de lacunes, un faisceau fibro-vasculaire, correspondant à une nervure et entouré d'une gaine ou enceinte semi-circulaire de grandes cellules à parois ponctuées. Sur le côté postérieur de ce faisceau, on découvre un groupe de cellules gommeuses de la plus grande dimension, *g*, et en dedans le double faisceau formé de deux groupes de vaisseaux rayés et ponctués, entre lesquels se trouvent encadrés des éléments spiralés plus petits. Les vaisseaux les plus rapprochés des utricules gommeuses sont ponctués; les autres au delà des trachées sont plutôt rayés en travers et scalariformes. — CG représente le groupe des cellules gommeuses vu en coupe longitudinale et constitué par des utricules empilées en files contiguës. On observe des organes analogues, connus sous le nom de *vaisseaux utriculaires*, dans les bulbes et les feuilles d'un grand nombre de Liliacées, Aloïnées et Amaryllidées, où ils ont été découverts par Hanstein.

d'un léger rebord cartilagineux. Par leur structure anatomique, ces feuilles présentent des caractères particuliers. Sous l'épiderme de la face inférieure, très dense et muni de stomates, on observe, après une première couche parenchymateuse et en recouvrement des nervures, plusieurs files amoncelées de grandes cellules allongées, à parois arrondies, empilées bout à bout. Ces cellules qui renfermaient des sucs gommeux ou résineux ont résisté à la macération plus que les fibres elles-mêmes [1]. Le faisceau fibro-vasculaire situé au-dessous de cet amas répond à la nervure; il présente la duplicité de composition des faisceaux foliaires que l'on observe constamment dans les tiges signalées plus haut, et dont les seules Cycadées offrent maintenant l'exemple parmi les Phanérogames.

On voit le lien étroit qui rattache les Dolérophyllées au stade progymnospermique; mais ce lien semble se resserrer encore dès que l'on examine les appareils reproducteurs de ces plantes, qui, grâce à la perspicacité de M. B. Renault et aux recherches de M. Grand'Eury, peuvent être considérés comme suffisamment connus.

Les organes mâles consisteraient, si les vues de M. B. Renault sont justes, en des supports ayant la forme de peltas discoïdes. Ils ont été recueillis à l'état d'empreintes et proviennent du carbonifère supérieur du Mont-Pelé, près d'Épinac. Ovales-arrondis, peltoïdes, peut-être échancrés et auriculés vers le point d'attache un peu excentrique, par lequel ils tenaient à l'axe, de manière à constituer une inflorescence, ces disques se montrent cernés d'un rebord plat et large qui leur sert de ceinture et qui circonscrit un large espace occupé par des séries divergentes de logettes en partie engagées dans la substance du support, en partie saillantes à sa surface. Ces logettes, distribuées en deux rangées contiguës, paraissent avoir été enchâssées obliquement et comme imbriquées les unes par rapport aux autres. Leur contenu, sur les empreintes, se réduit à des résidus pulvérulents parmi lesquels le microscope a pu cependant reconnaître des

1. La disposition de ces files de cellules gommeuses empilées présente un rapport évident avec celle des vaisseaux « utriculeux », observés dans les Liliacées (*Allium*, Aloïnées), qui jouent un rôle semblable et occupent la même place. — Voy. Sachs, *Traité de Bot.*, trad. par Ph. Van-Tieghem, Paris, 1874, p. 152.

grains de pollen disséminés; néanmoins la vraie nature de ces résidus serait restée forcément ignorée, si M. Renault n'avait découvert un fragment des mêmes organes, converti en silice et offrant sa structure intérieure en parfait état de conservation. On voit, en examinant cette pièce sous le microscope, les logettes se présenter sous la forme de canaux ou cavités étroites,



Fig. 35. — *Appareil mâle ou Androphylle des Dolérophyllées.* — D'après une empreinte moulée qui reproduit l'aspect de l'ancien organe et laisse voir, à la surface d'un androphylle discoïde, de nombreuses rangées de logettes à pollen, disposées en séries rayonnantes et constituant autant de canalicules ou cryptes engagés dans la substance de l'organe et renfermant les grains de pollen reproduits par la figure 36 (d'après les indications de MM. Grand'Eury et B. Renault).

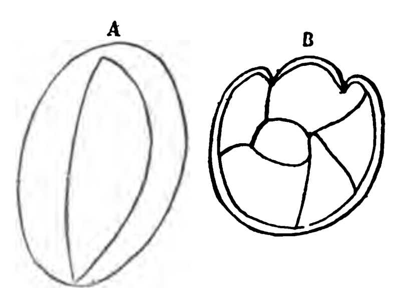


Fig. 36. — *Grain de pollen fortement grossi d'une Dolérophyllée.* — A, grain de pollen vu par-dessus, présentant un double sillon longitudinal destiné à faciliter la déhiscence. — B, coupe transversale du même, montrant à l'intérieur la subdivision cellulaire, qui correspond à un prothalle inclus (d'après M. B. Renault).

inclus dans le tissu parenchymateux de l'organe et renfermant des grains de pollen régulièrement disposés et remarquables par leur grosseur relative. Chacun de ces grains de pollen a dû s'ouvrir par une double déhiscence, selon deux sillons longitudinaux très reconnaissables. Dans leur intérieur, on distingue très clairement une formation pluricellulaire, le nombre des cellules pouvant s'élever jusqu'à 16.

On doit faire ressortir ici, comme ayant une réelle importance, la dimension relativement énorme du grain de pollen, sa

forme ovoïde et les deux plis longitudinaux, destinés à favoriser la déhiscence, enfin la structure intérieure pluricellulaire et la régularité de ces cellules prothalliennes assez égales pour faire douter que l'une d'elles ait pris le dessus sur les autres, pour s'allonger en tube fécondateur servant à déverser le contenu protoplasmique.

D'après un échantillon dont la découverte est due à M. Grand'-Eury, l'appareil fructificateur des Dolérophyllées consisterait en une bractée orbiculaire et coriace, atténuée en un onglet d'in-



Fig. 37. — *Appareil fructificateur présumé des Dolérophyllées.* — Cet appareil, recueilli par M. Grand'Eury dans les lits charbonneux de Saint-Etienne, comprend, en A, un support ou carpophylle en forme de bractée écailleuse, et, en B, une graine détachée, semblable par son apparence à celles des *Rhabdocarpus* (gr. nat.).

sertion à la base et présentant dans son milieu, un peu au-dessus de cette base, une partie creusée en alvéole où se trouvait implantée une graine ovale, épaisse, à tégument filamenteux et dont l'aspect rappelle celui des *Rhabdocarpus*. Nous figurons ce curieux organe dont l'attribution demeure cependant entachée de quelque doute. On voit, en admettant la réalité de ces faits, qu'ici les logettes en forme de conceptacles tubuleux, semi-inclus, dans le parenchyme foliaire, correspondent bien à des microsporanges dont les grains de pollen sont assimilables à de

vrais microspores par leur rôle, comme par leur structure et leur dimension relativement considérable. L'appareil femelle montre de son côté une macrospore unique posée sur une feuille faiblement transformée qui lui sert de support; la macrospore germant sur place est devenue une véritable graine et la bractée axillante a la signification d'une feuille carpellaire; elle supporte et entoure l'ovule et persiste à sa base. Ces divers caractères nous transportent dans un âge et nous découvrent une famille de plantes, où le passage de l'organisation cryptogamique à la phanérogamie, déjà opéré, était cependant encore récent et gardait plusieurs traits de l'état antérieur partiellement modifié.

Ce que l'on doit surtout remarquer, c'est une transformation incomplète de la feuille qui supporte les organes reproducteurs, caractère que nous remarquerons dans les Cycadées. Ici le limbe demeure reconnaissable; il ne supporte qu'un seul ovule dans le sexe femelle; mais, dans l'autre sexe, les organes fécondateurs ou microsporanges (sacs ou loges à pollen) recouvrent l'une ou l'autre des deux surfaces, en nombre indéfini. Plus tard nous verrons au contraire ce nombre devenir défini, puis tendre à se restreindre, et la feuille se transformera en un simple support ou androphylle. Mais, dans cette voie il existe une gradation, même en dehors des formes fossiles, et les feuilles fertiles des Cycadées présentent à cet égard une moindre réduction des éléments organiques insérés sur elles que les androphylles des Conifères. Ces dernières, à leur tour, n'atteignent pas la transformation, ni la réduction, qui distinguent les feuilles staminales des Angiospermes. En nous plaçant à ce point de vue, il nous semble probable que les Dolérophyllées aient correspondu à l'un des termes partiels du stade progymnospermique, dont elles nous traduiraient fidèlement l'aspect.

C'est auprès des Dolérophyllées qu'il convient de placer selon nous, un type moins connu, mais peut-être plus curieux encore, celui des *Cannophyllitées* de Brongniart (*Megalopteris* Daws.). Les Cannophyllitées semblent être vis-à-vis des Dolérophyllées ce que les *Stangeria* actuels sont aux autres Cycadées. Leurs feuilles, qui atteignaient de grandes dimensions, étaient partagées en de nombreux segments, unilatéralement émis et pourvus d'une côte médiane. Ces segments, dont le

limbe inférieurement décurrent, souvent élargi dans la partie moyenne, était occupé par des nervures obliques, très nombreuses et ramifiées par dichotomie, rappelaient par leur aspect les organes foliaires des Cannées. On dirait en les voyant des feuilles de Scitaminées, subdivisées en segments secondaires d'après une ordonnance pédalée.

Brongniart, après avoir attribué aux Cannées, sous le nom de *Cannophyllites Virleti*[1], un fragment de feuille provenant du carbonifère de Maine-et-Loire, en avait observé d'autres semblables dans le culm de Bretagne (mine de Kergogne) et ailleurs. Ces divers fragments sont génériquement assimilables au *Megalopteris Dawsoni* Hart.[2], du précarbonifère de l'Acadie et du New-Brunswick, ainsi qu'aux *Megalopteris Southwelii*, *fasciculata*, *abbreviata* et *marginata* Lesq.[3], du carbonifère des États-Unis. On voit qu'il s'agit d'un type partout assez rare, plus particulièrement caractéristique de la partie ancienne du carbonifère, mais dont l'existence a dû se prolonger ensuite plus ou moins longtemps. Brongniart, dans son Tableau des genres de végétaux fossiles (p. 92), parle de fructifications observées par lui sur une de ces feuilles et qui seraient de nature à les faire reporter parmi les Fougères, à côté des *Asplenium;* mais nous avons pu nous assurer que c'était là une erreur d'appréciation, basée sur une fausse apparence, et la consistance coriace, le mode de partition, l'épaisseur du rachis principal et sa structure fibro-ligneuse, la disposition même des nervures secondaires, au lieu d'annoncer une filicinée, dénotent plutôt les organes foliaires d'une plante phanérogamique. Il est vrai que cette plante ne saurait être comparée directement à rien dans la nature actuelle; elle rappellerait pourtant de fort loin les *Stangeria* et se rattacherait de plus près aux Dolérophyllées, mais surtout aux Psygmophyllées, dans lesquelles nous penchons à reconnaître des formes alliées aux Salisburiées prototypiques.

Nous n'insisterons pas davantage sur un groupe qui conserve malgré tout quelque chose de problématique, mais que des observations nouvelles finiront sans doute par mettre en lumière,

En tenant compte de l'épaisseur du rachis principal, le long

1. Voy. Brongniart, *Prodr.*, p. 129 et 130.
2. *The foss. pl. of the Devon. and upp. Sil. form. of Canada*, p. 51, pl. 17.
3. Leo Lesquereux, *Coal-Fl. of Pensylv.*, pl. 14, fig. 1-4.

duquel se distribuaient des segments secondaires unilatéraux, les feuilles du *Cannophyllites Virleti* Brngt. mesuraient certainement une longueur totale de plusieurs pieds; elles dénotent ainsi la puissance des tiges dont elles étaient une dépendance.

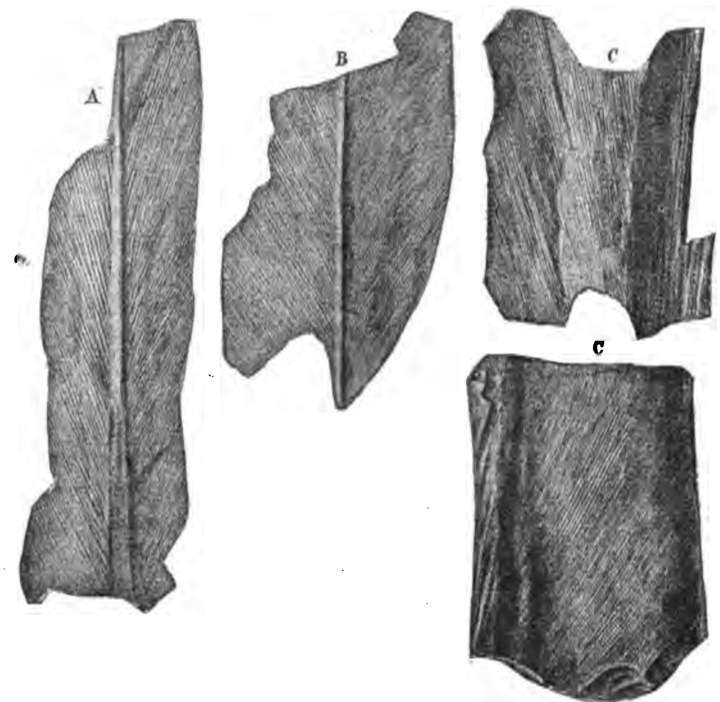


Fig. 38. — *Cannophyllites Virleti* Brngt. — Fragments détachés d'une fronde de grande dimension : A et B, deux segments pourvus d'une côte médiane, avec des nervures obliques et très nombreuses, s'étendant jusqu'à la marge du limbe. CC, autre fragment, provenant de la partie inférieure de la fronde et montrant les deux faces du même échantillon. On distingue latéralement une côte large et saillante, accompagnée, d'un seul côté, d'un lambeau replié sur lui-même et occupé par une multitude de nervures très rapprochées, qui suivent une direction oblique (1/2 grand. nat.).

Les Cordaïtées et les Salisburiées prototypiques.

A côté des Dolérophyllées, mais avec plus d'éclat, une autre branche progymnospermique avait pris naissance de bonne heure au sein de la végétation carbonifère et avait persisté en s'accentuant et se ramifiant. Cette branche, dont la force s'était

accrue, parvint à son apogée de splendeur dans la dernière moitié de l'âge des houilles, pour disparaître ensuite lors du permien; c'est celle des Cordaïtées, particulièrement intéressante, non seulement parce qu'elle est bien connue, mais aussi parce que, toute distincte qu'elle est des Gymnospermes propres, elle tend cependant à s'en rapprocher beaucoup. Ce groupe marque, à vrai dire, une sorte de « summum » de puissance et de complexité organiques dans le stade progymnospermique; il constitue dans une direction spéciale le plus haut degré de développement acquis par les végétaux de ce stade, à une époque où les Taxinées étaient absentes ou à peine en voie d'évolution, où les Conifères étaient rares et entièrement subordonnées, et où les Cycadées elles-même demeuraient reléguées dans l'obscurité. On peut dire que la chute définitive des Cordaïtées, laissant un très grand vide, ouvrit la voie aux Gymnospermes, c'est-à-dire aux Cycadées et aux Aciculariées, réduites jusqu'alors au rôle le plus insignifiant, et devint la cause de leur rapide extension.

Les Cordaïtées ont été longtemps méconnues ou confondues avec d'autres végétaux, sous les noms de *Poacites*, *Pychnophyllum*, *Nœggerathia;* elles n'ont été bien définies qu'à la suite des travaux de M. Grand'Eury, auxquels ils est juste d'associer les découvertes récentes de M. L. Lesquereux et par-dessus tout les belles études de M. Renault. Ce dernier savant a déterminé, au moyen d'échantillons convertis en silice, la structure du bois, des feuilles et des organes reproducteurs des Cordaïtées.

C'étaient des arbres puissants, variés en dépit de leur apparente uniformité, distribués en plusieurs genres et constituant par conséquent une famille distincte. Il est pourtant difficile de la classer parce qu'elle s'écarte à divers égards de celles que nous connaissons, tout en manifestant des points de contact non équivoques et des traits communs de structure avec les Cycadées d'une part, avec les Taxinées et même les Gnétacées, de l'autre. C'est à une distance égale de ces trois familles, parallèlement a elles, et sur un niveau de perfection organique des plus élevés, que les Cordaïtées doivent être placées. Elles restent inférieures, malgré tout, aux véritables Gymnospermes par suite des caractères archaïques qu'elles retiennent et que manifeste principalement leur processus embryogénique. On ne saurait admettre,

en constatant la transformation très avancée de leurs organes, que les Cordaïtées aient donné lieu à aucun rejeton direct ; le plus sûr est de les considérer comme représentant une branche aînée, plus hâtivement développée, issue du tronc commun d'où les Salisburiées et les Taxinées, ainsi que les Conifères, auraient latéralement émergé, tout en suivant une direction différente et en traversant d'autres termes successifs d'évolution. Mais ici, et pour le moment, nous n'aurons en vue que les seules Cordaïtées.

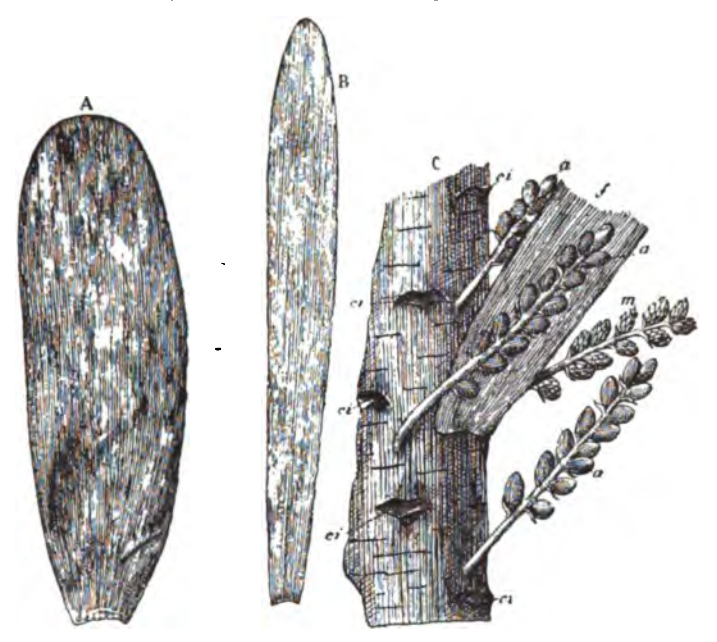


Fig. 39. — *Organes et port caractéristique des Cordaïtées* — A, feuille complète du *Cordaites lingulatus* Gr., d'après un échantillon de Saint-Etienne. — B, feuille complète de *Cordaites principalis* Gein. — Ces feuilles, réduites de moitié, ont été choisies parmi les plus petites du genre. — C, tronçon de rameau d'une Cordaïte montrant, à des distances régulières, les cicatrices laissées par la chute des feuilles, *c i* ; en *f*, une feuille encore en place ; en *a a*, plusieurs appareils fructificateurs ou axes munis de graines situées à l'aisselle d'autant de bractées ; on voit, en *m*, un appareil mâle. Tous ces appareils sont distribués sur le rameau sans relation déterminée avec les feuilles (d'après M. Grand'Eury, 1/2 gr. nat.).

Leur tige n'était pas simple ou presque simple, comme celle des Sigillaires et des Cycadées, ni pourvue d'axes secondaires verticillés autour du principal, comme celle des Calamodendrées; mais elle donnait lieu à de nombreuses ramifications

successives, provenant, à ce qu'il semble, d'une ordonnance sympodiale, indéfiniment répétée et plus ou moins confuse. Quelques-unes de ces tiges devaient être énormes, puisque les feuilles qu'elles portaient mesuraient parfois une longueur de plusieurs pieds. Ces feuilles charnues ou coriaces, plus rarement minces et souples, au moins relativement, étaient pourvues de nervures longitudinales très nombreuses, parallèles ou faiblement divergentes et parfaitement égales entre elles. Il existait trois sortes de feuilles, et ces trois types foliaires dénotent autant de genres en réalité bien distincts; dans le premier, le limbe est élargi et tronqué en rond au sommet; dans le second, il se termine en une pointe un peu inégale; il est étroit et longuement linéaire dans le dernier : ce sont les *Cordaites*, les *Dory-Cordaites* et les *Poa-Cordaites* de M. Grand'Eury, distinction fort juste qui n'a rien d'arbitraire ni d'artificiel. Les *Cordaites* vrais, à limbe foliaire tronqué au sommet, représentent pourtant le type normal, celui qui semble avoir persisté avec le plus de constance, tout en donnant naissance à des déviations partielles, que M. Lesquereux a eu soin de mettre en lumière et qui mènent assez vite à des formes dont l'analogie morphologique avec les Salisburiées ne saurait échapper. Les feuilles après leur chute donnaient lieu à des cicatrices transversalement discoïdes ou bien arquées et ellipsoïdes, dessinant parfois une saillie soutenue par un coussinet promptement décurrent. Ces cicatrices étaient disposées dans un ordre quinconcial.

C'était entre les feuilles, immédiatement au-dessus d'elles, que se développaient, sous forme de grappes simples spiciformes, plus rarement composées, garnies d'épillets généralement insérés dans un ordre distique, les régimes qui constituaient les organes reproducteurs des Cordaïtées. Les graines que portaient ces inflorescences à l'état de maturité affectaient des formes et des aspect très divers. Elles ont été de la part d'A. Brongniart et de MM. Grand'Eury et Renault l'objet d'un examen, d'autant plus difficile, qu'aux graines propres des Cordaïtées se joignaient évidemment, au sein des gisements carbonifères, d'autres graines appartenant à des groupes voisins encore mal définis ou dénotant la présence soit de Cycadées, soit de Taxinées ou même de Conifères.

Les vestiges de Cordaïtées en place, dans le sédiment de la

roche encaissante, ne sont pas rares à Saint-Etienne et on peut alors suivre par l'observation du moule creux, empreint de résidus charbonneux, laissés par l'ancienne plante, l'aspect de la partie ascendante de la tige et celui de l'appareil radiculaire

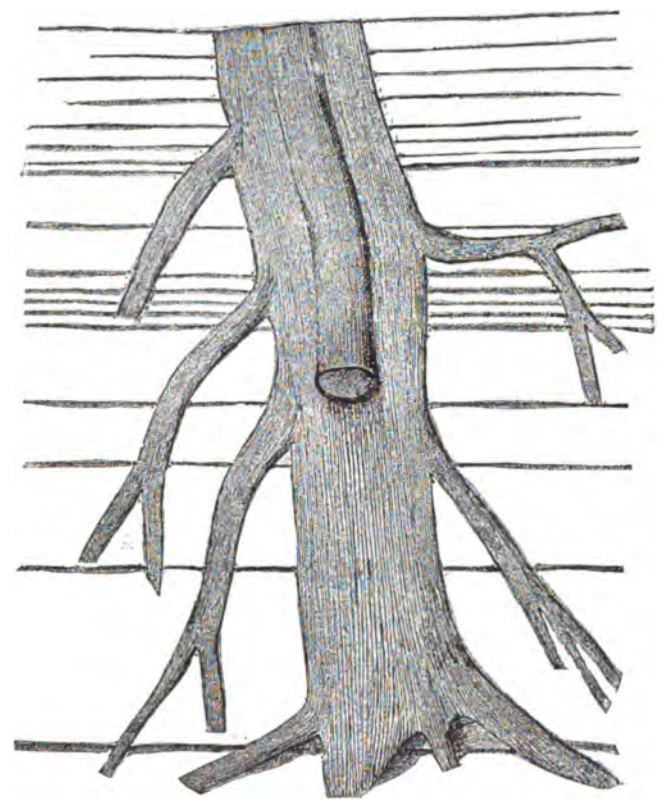


Fig. 40. — *Souche enracinée d'une Cordaïtée encore en place.* — La hauteur de cette souche, observée dans une assise de grès houiller aux environs de Saint-Etienne, mesure environ 2 mètres. Les lits de sédiments se sont accumulés pendant qu'elle continuait de croître. Les ramifications sympodiques des racines latérales sont encore visibles. On distingue sur le milieu un cylindre d'une faible épaisseur qui correspond à la région ligneuse et circonscrit une large moelle (dessiné sur place, d'après les indications de M. Grand'Eury).

engagé dans le sol et émettant de côté et d'autre des ramifications alternes, d'abord obliques puis horizontalement étalées, et partagées en subdivisions sympodiales successives. On ne saurait confondre cette souche des Cordaïtées avec celle des

Calamodendrées qui présente un aspect totalement différent. — Tels sont en gros les caractères extérieurs des Cordaïtées; il s'agit maintenant d'apprécier les éléments que fournissent la structure anatomique et la morphologie organique de ces mêmes plantes considérées de plus près. Dans ce qui suit, nous nous appuyerons principalement sur les études récentes de M. B. Renault.

La moelle est large, marquée à la surface, à l'état de moule, de sillons transverses qui dessinent une série de linéaments régulièrement disposés et parfois anastomosés. Ces sillons proviennent des lames diaphragmatiques médullaires qui partageaient l'intérieur du cylindre en autant de cavités successives. Autour de la moelle, s'étend une région ligneuse, souvent décrite à part sous le nom de *Dadoxylon;* elle est relativement mince et formée de rangées rayonnantes d'éléments fibreux à ponctuations aréolées. Entre cette région et la moelle, sur le pourtour de l'étui médullaire, se trouve distribuée une zone de faisceaux vasculaires, comprenant des éléments rayés, réticulés et spiralés. Les séries fibreuses sont séparées par des rayons médullaires simples ou présentant tout au plus deux rangées de cellules en épaisseur. Il n'existe pas d'anneaux de couches annuelles concentriques, mais seulement des variations de largeur dans le diamètre des parois fibreuses qui, selon M. Renault, marquent des alternatives de végétation plus ou moins active, lors du développement de ces tiges. On voit, jusqu'ici, qu'avec une structure plus simple et des proportions différentes, le type caulinaire des Cordaïtées se rapproche de celui des Conifères, particulièrement de celui des Araucariées et des Salisburiées; mais il en diffère par l'épaisseur et l'importance relative de la région corticale, par laquelle, en l'absence d'un accroissement périodique du bois, s'effectuait l'augmentation en diamètre des tiges âgées de Cordaïtées. Cette écorce se composait de deux zones : une zone intérieure parenchymateuse, assez lâche, et une zone extérieure, située entre la première et l'épiderme, formée d'un tissu plus dense que traversaient des lames verticales de cellules fibreuses, chacune d'elles étant accompagnée en dedans d'un ou deux canaux résineux.

C'est à la périphérie interne de cette région fibreuse, corticale, que se maintenait une zone permanente, « reproductive », d'où sortaient à la longue des formations ligneuses, isolées dans la

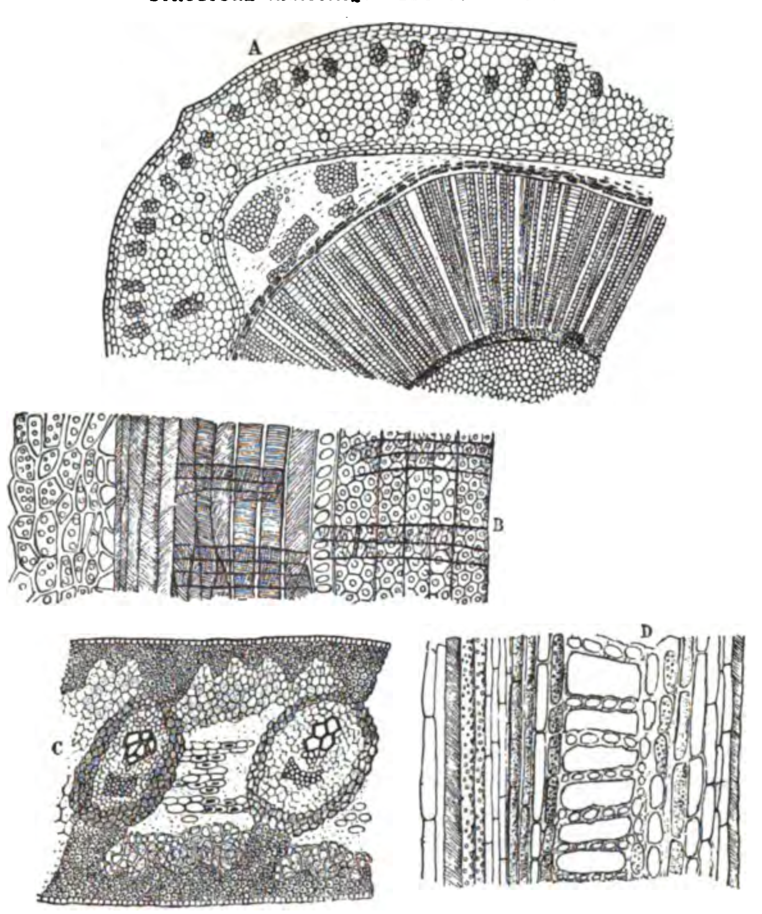


Fig. 41. — *Structure anatomique des Cordaïtées* (d'après B. Renault). — A, coupe transversale d'un jeune rameau de *Cordaites*, grossi environ dix fois. A partir du centre, on distingue d'abord la moelle, puis autour la région ligneuse, entourée elle-même par la zone de l'écorce. Au milieu et surtout vers le pourtour du parenchyme de cette zone, on aperçoit de nombreux îlots de bois cortical, distribués en rangée circulaire discontinue. — B, coupe radiale de la région ligneuse d'un rameau de *Cordaites* (d'après M. B. Renault, 50/1). Cette coupe montre, à partir de la moelle et en allant de gauche à droite, les éléments rayés et spiralés et, plus en dehors, à droite, les fibres ponctuées, à ponctuations réunies en une mosaïque de compartiments hexagonaux. — C, coupe transversale d'une feuille épaisse de *Cordaites*, sous un grossissement de trente fois, par M. B. Renault. Sur cette coupe, on distingue entre les deux épidermes, sur le milieu, deux faisceaux fibro-vasculaires, reliés entre eux par un tissu lacuneux qui occupe à l'intérieur de la feuille l'intervalle d'une nervure à l'autre. — D, coupe longitudinale de la même feuille, pratiquée dans un sens parallèle à la surface du limbe, sous un grossissement d'environ cinquante fois, pour montrer la disposition du tissu cellulaire lacuneux (d'après M. B. Renault).

masse du parenchyme et disposées en séries concentriques alternativement plus denses et moins compactes (voir la figure 41, en A). Il existait donc chez les Cordaïtées une zone d'activité cambienne, fort analogue par son siège et son mode de fonctionnement à celle que présentent les tiges de Cycadées, d'une part, et, de l'autre, certaines tiges de Monocotylées à épaississement continu. Seulement ici, les éléments du bois cortical comprenaient, non pas seulement du liber fibreux comme chez les plantes mentionnées en dernier lieu, mais de véritables fibres ponctuées sur leur face antérieure. Au fond, il s'agit d'un plan de structure et d'un mode d'accroissement très distincts de ceux qui caractérisent nos Aciculariées (Taxinées et Conifères), mais assimilables, par la plupart des points, à ce que montrent les Cycadées.

Les feuilles des Cordaïtées possédaient le double faisceau que nous avons observé jusqu'ici dans tous les types du stade progymnospermique et que les seules Cycadées ont retenu dans la nature actuelle; c'est-à-dire que les éléments spiralés et trachéens de ce faisceau se trouvent encadrés entre deux groupes de vaisseaux rayés ou ponctués; seulement le groupe supérieur comprend à la fois des vaisseaux rayés et ponctués, tandis que l'inférieur disposé en arc et plus pauvre n'a que des vaisseaux ponctués. Entre les nervures et sous l'hypoderme se présente un tissu lacunaire dont les cellules à parois (voy. fig. 41, en D) ramifiées forment des bandelettes étroites et anastomosées, étendues transversalement. Enfin, les nervures paraissent flanquées dans certains cas de deux étroits canaux résineux qui auraient eu, à ce qu'il semble, la même structure que les canaux gommeux ou résineux des Cycadées et des Conifères. Cette organisation, prise dans son ensemble, se rapproche sensiblement de celle qui préside à la structure anatomique des feuilles de Cycadées. Celles-ci montrent le même tissu lacunaire sous-jacent à l'hypoderme; elles comprennent également des canaux secréteurs intercalés aux nervures; seulement ces canaux sont beaucoup plus gros et autrement distribués. Une aussi étroite conformité de structure ne pouvait être passée sous silence; voyons ce qu'elle devient lorsque l'on s'attache à l'examen des organes reproducteurs. — Les organes des *Cordaites*, mâles ou femelles, situés sur des appareils, peut-être sur des

pieds distincts, sont uniformément insérés à l'aisselle des bractées distiquement ordonnées qui garnissent les axes floraux. — Ils ne sont pas nus, mais insérés au milieu d'un entourage de bractéoles qui leur servent d'involucre et représentent à coup sûr un bourgeon ou axe de seconde génération, placé à l'aisselle de chacune des bractées de l'axe principal, les feuilles de ces bourgeons latéraux ayant pris l'apparence de bractéoles.



Fig. 42. — *Appareil mâle d'une Cordaïtée* (d'après M. B. Renault). — Coupe longitudinale de la sommité d'une inflorescence mâle du *Cordaianthus Penjoni* B. R., sous un grossissement d'environ 10 fois. On voit, en *a*, l'axe du chaton ou petit cône; en *b*, les bractées stériles dont il était formé; en *c*, les bractées transformées en supports de sacs polliniques ou anthères, *e*, réunis en nombre variable au sommet de ces supports.

Dans les appareils mâles, l'axe court et garni de bractéoles porte des androphylles disposés soit en un seul groupe terminal (*Cordaianthus Saportanus* B. R.), soit en spirale et sur plusieurs rangs successifs. Les androphylles ou feuilles transformées en support d'anthères présentent au sommet d'un étroit filet lamelleux trois à quatre loges ou saccules polliniques, c'est-à-dire

trois à quatre correspondants morphologiques de microsporanges. Les loges sont érigées, terminales, oblongues et basifixes. Les grains de pollen ou microspores inclus dans ces loges sont ellipsoïdes et relativement volumineux. Ils se composent d'un tégument (exine) à déhiscence longitudinale, finement réticulé, et d'un contenu ou « endospore » divisé en plusieurs cellules. M. B. Renault en a compté une dizaine. Par ce



Fig. 43. — *Appareil mâle du Cordaianthus Saportanus* B. R. — Coupe longitudinale de la sommité d'un chaton mâle, sous un grossissement de dix fois. On voit, en *a*, l'axe du bourgeon sexué ; en *b*, les bractées formant involucre ; en *e*, un groupe de sacs polliniques réunis en faisceau et montrant à l'intérieur de nombreux grains de pollen, *p* ; *e'* représente d'autres anthères ouvertes et accompagnées de grains de pollen dispersés, en *p* (d'après M. B. Renault).

dernier détail, les grains de pollen des Cordaïtées diffèrent encore considérablement de ceux des vraies Gymnospermes, dont l'intine se réduit à une seule grande cellule accompagnée d'une ou deux cellules rudimentaires.

La structure des fleurs femelles des Cordaïtées s'écarte peu de celle qui distingue les fleurs mâles de ces mêmes plantes.

Pour obtenir les premières, il n'y a qu'à remplacer les androphylles par des carpophylles ou feuilles ovulaires, correspondants morphologiques des macrosporanges : chacun d'eux ne renferme qu'une seule macrospore revêtue à l'extérieur d'un double tégument, ouvert au sommet, à l'endroit du micropyle,



Fig. 44. — *Appareil femelle d'une Cordaïtée, au moment de la fécondation.* — Coupe longitudinale d'un appareil femelle de *Cordaianthus Grand'Euryi* B. R., sous un grossissement d'environ trente fois. On distingue, en *a*, le support ou axe floral garni de bractées, *b*, au sommet duquel l'ovule était fixé; en *c*, le tégument principal de l'ovule, rompu dans le haut, et à l'intérieur duquel est contenu le nucelle, *n*, surmonté d'un canal au fond duquel se trouve la chambre pollinique *c p*. Deux grains de pollen sont enfermés dans cette chambre et un autre est engagé dans le canal qui y conduit (d'après M. B. Renault).

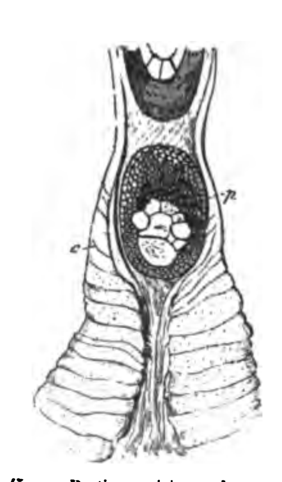


Fig. 45. — Partie supérieure du nucelle du *Cordaianthus Grand'Euryi* très fortement grossi. — On distingue sur cette coupe, d'un grossissement d'environ deux cents fois, en *c*, les parois du canal qui prolonge le micropyle et qui est formé de cellules transversales superposées; en *p*, un grain de pollen et, au-dessus, la moitié d'un autre. Ce grain de pollen, en dedans d'une exine finement réticulée, montre un commencement de division cellulaire.

orifice par lequel pénétrait le grain de pollen; celui-ci descendait par un canal aboutissant à la cavité de la chambre pollinique, au contact du nucelle. De la base de ce nucelle, partent deux faisceaux vasculaires qui montent à droite et à gauche, le long de la paroi interne du tégument. — En examinant le caractère de la symétrie florale des Cordaïtées, on voit que,

en dépit des traits primitifs qu'elle comporte et de l'affinité qui relie encore le grain de pollen à la microspore par la présence d'un prothalle inclus, cette symétrie résulte d'une transformation organique déjà très avancée et qui dépasse en complexité, non seulement ce qui existe chez les Cycadées, mais aussi le stade floral des Conifères. C'est là, on est en droit de l'admettre, une différenciation hâtive et complète d'un type trop inférieur par d'autres caractères, pour que sa stabilité n'ait pas été compromise à partir d'une certaine époque [1].

Dans les Cordaïtées, chaque androphylle ou carpophylle représente une feuille transformée, la feuille mâle portant trois à quatre microsporanges, la feuille femelle un seul macrosporange. Ce dernier tantôt sessile, tantôt pédicellé, devient une graine nucamenteuse, charnue ou fibreuse à l'extérieur, ou bien encore appendiculée latéralement d'après une symétrie binaire. Les feuilles sexuées sont ici les plus élevées ou les intermédiaires parmi les feuilles stériles et bractéales d'un axe réduit, axe de seconde génération dépendant de l'axe principal qui constitue l'inflorescence spiciforme ou racémiforme des Cordaïtées.

Chez les Cycadées, nous le verrons bientôt, c'est chaque feuille de l'axe floral ou strobile qui se trouve directement influencée par la présence des organes sexués. Dans les Conifères propres, il en est de même pour l'un des sexes, le sexe mâle ; l'autre se trouve représenté, à peu près comme chez les Cordaïtées, par des axes réduits situés à l'aisselle des bractées du strobile. Mais dans les Taxinées, l'inflorescence soit mâle, soit femelle, est également constituée par un rameau réduit dont les feuilles ont été changées en bractées et dont les bourgeons de seconde génération donnent naissance aux organes sexués; c'est ce que l'on

1. Notre pensée, pour être complètement saisie, exigerait sans doute des développements que le plan restreint de cet ouvrage ne comporte pas. Inférieures à coup sûr, au point de vue des éléments essentiels et fondamentaux de leur structure organique, appartenant à raison de cette structure au stade « Progymnospermique » et par cela même moins avancées d'un degré que les Gymnospermes propres, les Cordaïtées se montrent pourtant très « élaborées » dans les détails secondaires de leurs appareils reproducteurs, et en même temps étroitement adaptées aux conditions de milieu qui prévalurent à l'époque des houilles. De là, d'une part, la perfection relative de ces plantes, que nous faisons ressortir dans le rapide examen de leurs divers organes, et aussi leur prompte élimination lors du déclin des circonstances extérieures qui avaient favorisé leur essor.

observe notamment chez les Ifs. Seulement, malgré leur transformation relativement avancée, les appareils des Cordaïtées étaient bien moins réduits et moins déformés dans leurs diverses parties que les organes correspondants des Taxinées. L'examen des appareils reproducteurs des Cordaïtées semble nous ramener très en arrière, vers un prototype qui a fort bien pu confiner d'aspect avec celui d'où les Taxinées et les Salisburiées seraient originairement sorties. Dans l'état où il nous est donné de les

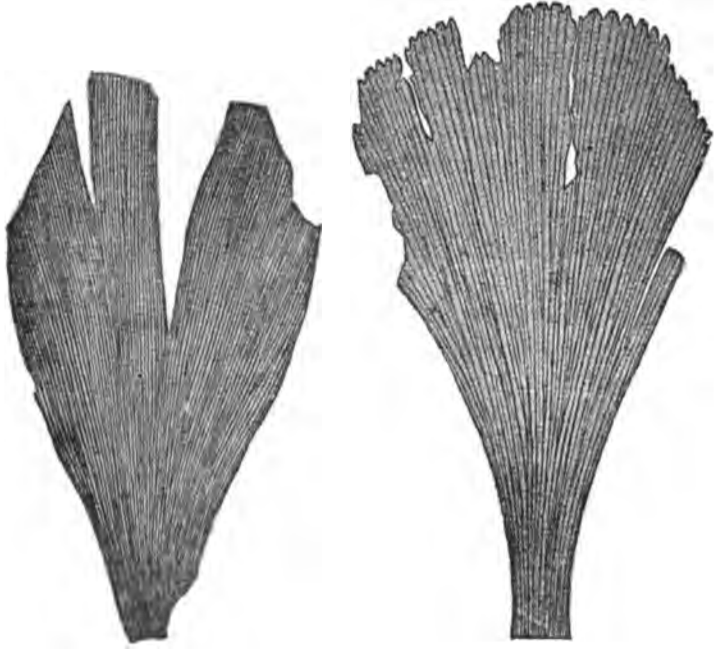


Fig. 46. — Feuille du *Cordaites patulus* Gr. — Type de Cordaïtée à feuilles fissurées-dichotomes, d'après un échantillon recueilli par M. Grand'Eury dans le carbonifère de Saint-Etienne (1/2 gr. nat.).

Fig. 47. — *Ginkgophyllum flabellatum* (Lindl. et Hut.) Sap., d'après un échantillon de la collection du Muséum de Paris, provenant du carbonifère moyen d'Angleterre (1/2 gr. nat.).

observer, vers la fin du carbonifère, les Cordaïtées s'offrent à nous comme les plus phanérogames des Progymnospermes. Dans une direction particulière, elles se sont élevées au-dessus de ce dernier stade de manière à venir atteindre, parallèlement aux Gymnospermes, une hauteur presque égale par la perfection relative de leur organisme. Mais il n'existe sans doute aucun

lien direct de filiation réciproque entre ces divers groupes et il serait plus naturel de reconnaître, dans celui des Cordaïtées, les caractères d'une Gymnospermie toute spéciale, si, d'autre part, il ne manifestait une tendance et des indices de rapprochement avec les ancêtres du type des Ginkgos, sinon avec le Ginkgo lui-même.

Nous ne pouvons ici alléguer que des indices, mais leur signification est trop manifeste et leur recherche trop intéressante, pour que nous négligions de les mettre en lumière. Remarquons d'abord qu'il existe une affinité morphologique réelle entre les organes reproducteurs des Cordaïtées et ceux des Salisburiées. Leurs androphylles respectifs se ressemblent par la disposition des loges (microsporanges) attachées plusieurs ensemble au sommet d'un support et aussi par celle des ovules, géminés, soutenus par un pédoncule chez les *Ginkgos*, mais solitaires à ce qu'il semble chez les *Trichopitys*, qui font cependant partie du même groupe. L'analogie ne fait que s'accroître, si l'on examine la structure de la graine, celle du Ginkgo n'étant qu'une reproduction exacte des *Cardiocarpus* qui ont appartenu certainement à l'un des genres autrefois compris dans la famille des Cordaïtées.

La liaison n'est pas moins frappante si l'on s'attache aux organes foliaires. Non seulement les feuilles de Cordaïtes sont élargies et tronquées supérieurement, mais il en est qui sont régulièrement bipartites à segments subdivisés et en même temps atténuées en coin vers la base. Les *Lepidoxylon* de M. Lesquereux, dont les feuilles sont scindées par dichotomie, peuvent être avec autant de raison considérées comme des Cordaïtées ou reportées parmi les Salisburiées. Enfin, les feuilles élargies en coin, crénelées et fissurées supérieurement, atténuées inférieurement, mais en réalité sessiles, du *Ginkgophyllum flabellatum* (*Nœggerathia flabellata* Lindl. et Hutt.) offrent des caractères strictement intermédiaires à ceux qui distinguent les Cordaïtées et à ceux des Salisburiées prototypiques. La présence des genres *Wittleseya*, *Saportea*, *Ginkgophyllum*, *Dicranophyllum*, *Trichopitys* oblige d'ailleurs d'admettre l'existence des Salisburiées dans la partie récente du carbonifère, comme parfaitement démontrée. Leur dérivation du tronc commun dont les Cordaïtées représentent la principale branche n'en acquiert que plus de probabilité, à défaut de preuves directes. Nous reviendrons plus loin

sur ce point en traitant de l'évolution particulière des Salisburiées, qui, dans leur état actuel et bien que réduites au type unique du Ginkgo, quelle que soit leur filiation antérieure, appartiennent réellement aux vraies Gymnospermes.

Évolution particulière des Cycadées.

Les Cycadées nous intéressent d'autant plus que leur plan d'organisation, très anciennement fixé dans ses traits fondamentaux, n'a ensuite varié que d'une façon tout à fait secondaire, malgré sa longue persistance à travers les âges et les périodes. Ce type offre cette particularité d'être le seul, parmi ceux de la nature actuelle, qui se rattache plus ou moins directement au stade progymnospermique. Bien que véritablement gymnospermes et touchant aux Conifères par la structure du grain de pollen et la disposition des organes reproducteurs, les Cycadées se montrent cependant imparfaites à d'autres égards. Cette imperfection résulte de la structure anatomique de la tige; elle résulte aussi d'une transformation moins avancée des parties de la feuille servant de support aux éléments sexués. Les Cycadées par ces divers côtés constituent une sorte de rameau inférieur détaché d'une souche ancestrale « diploxylée » dont elles tiennent le plan caulinaire et le double faisceau foliaire.

Sans décrire en détail le type cycadéen nous devons cependant définir avant tout les traits saillants qui le distinguent. La tige est simple, massive, verticale, plus rarement dichotome ou donnant lieu à de nombreux bourgeons adventifs; ces bourgeons sont toujours très gros et le plus souvent écailleux, les écailles gemmaires répondent à des bases de feuilles avortées; — les feuilles se développent par faisceaux successifs ou bien elles sont émises une à une à la façon de celles des Palmiers; — on trouve une vernation circinée chez les uns, érigée-imbricative chez les autres; il existe constamment un faisceau terminal de feuilles composées (pinnées ou bipinnées) dont les bases ou coussinets persistent dans la plupart des cas en donnant lieu à autant d'écussons contigus et gonflés par accrescence; les carpophylles et les androphylles, c'est-à-dire les feuilles transformées de l'un ou l'autre sexe, sont tantôt portées sur la tige principale, tantôt elles constituent des axes secondaires et donnent lieu à des appareils axil-

laires : telle est l'esquisse rapide des caractères visibles des Cycadées ; mais l'examen des parties intimes nous réserve bien des surprises. Les tiges par leur structure intérieure offrent un rapport évident avec celles des Poroxylées, des Cordaïtées et même des Sigillariées, bien qu'il y ait à noter certaines différences. D'autre part, cette structure, surtout chez les *Cycas*, s'écarte entièrement du plan sur lequel sont établies les tiges des Aciculariées et plus encore celles des Dicotylées, avec lesquelles les Cycadées ont été parfois confondues dans un même embranchement.

Dans une tige déjà âgée de *Cycas*, on distingue un anneau ligneux ou bois primaire, dépourvu extérieurement de zones d'accroissement périphérique, mais entouré d'une région de parenchyme libérien qui sépare ce bois des rangées de bois secondaire ou bois cortical, engendré postérieurement au premier et n'ayant pas la même origine que celui-ci.

C'est là un caractère que nous retrouvons dans les Poroxylées, les Cordaïtées et d'une façon générale dans les Diploxylées, puisque la tige de ces sortes de végétaux nous offre également, en dehors d'un anneau ligneux entourant une large moelle et dépourvu de zones d'accroissement successives, des lames fibroligneuses développées secondairement dans l'épaisseur de l'écorce. L'anneau ligneux des *Cycas*, abstraction faite des vaisseaux rayés et spiralés situés sur le pourtour de la région médullaire, se trouve exclusivement composé d'éléments fibreux à parois arrondies occupées sur toutes les faces par des séries de ponctuations aréolées, obliquement elliptiques. Ces ponctuations diffèrent de celles que présentent les fibres des Conifères, ainsi que de celles des fibres de Poroxylées, qui forment une sorte de mosaïque à compartiments hexagones. L'ornementation des fibres de Cordaïtées diffère également, parce que ces fibres sont tantôt rayées, comme celles des Sigillaires, et tantôt ponctuées à la façon de celles des Poroxylées et des Araucariées. Les fibres des *Cycas* rappelleraient plutôt par leur ornementation celles des parties correspondantes des Salisburiées et des Taxinées, bien qu'il existe d'ailleurs, entre ces diverses catégories, des divergences assez sensibles pour empêcher qu'on ne puisse les confondre. Les ponctuations aréolées, plus menues et plus arrondies des fibres d'*Encephalartos*, rappellent encore davantage celles des Salisburiées.

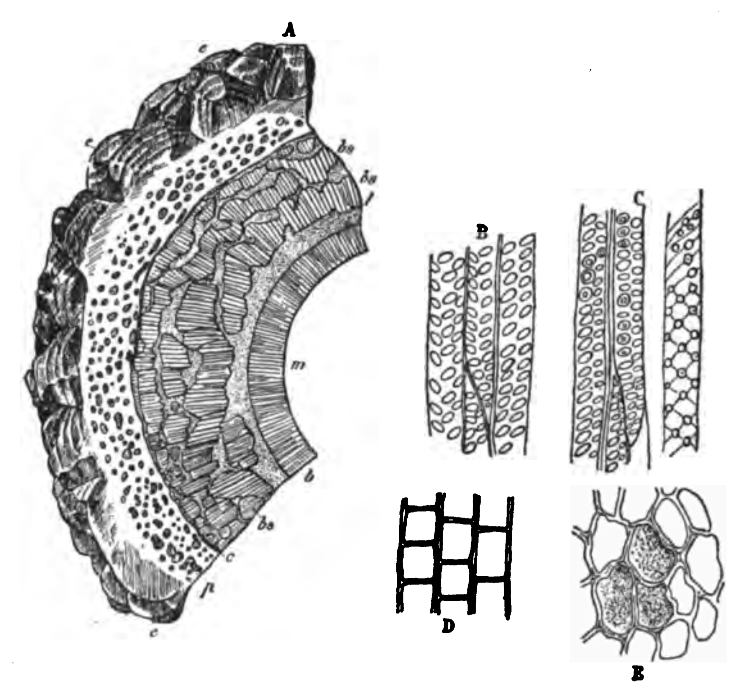


Fig. 48. — *Plan caulinaire et structure anatomique d'une tige de Cycadées.* — A, coupe transversale d'un tronçon de tige du *Cycas revoluta* (1/2 gr. nat.). On distingue sur cette coupe, en partant du centre, en *m*, l'emplacement de la moelle cerné par un anneau continu de bois primaire, *b*; en dehors, s'étend la zone ou région libérienne, au sein de laquelle sont disposés des anneaux discontinus ou îlots de bois secondaire, *b s*. Cette région est circonscrite extérieurement, en *c*, par une limite périphérique qui représente la couche cambienne reproductrice du bois secondaire ou couche cambienne corticale. Plus loin, en *p*, s'étend une large zone de parenchyme cortical, où se rencontrent épars les faisceaux médullaires, ramifiés et anastomosés en treillis, dont une partie se rendent aux feuilles pour en desservir les pétioles; le parcours et la disposition complexe de ces faisceaux ont été l'objet des études de Metenius. Tout à fait à l'extérieur, en *c*, la tige montre les bases persistantes et accrues des pétioles des anciennes feuilles, dont plusieurs laissent voir les zones d'accroissement provenant de lamelles hypodermiques rejetées en dehors, par suite de l'épaississement en diamètre. — B, fibres ligneuses ponctuées, d'après une coupe longitudinale du bois primaire, sous un grossissement d'environ cent fois. — C, fibres ligneuses ponctuées et partiellement aréolées, d'après une coupe longitudinale du bois secondaire; même grossissement. — D, cellules du parenchyme libérien, de forme cubique, empilées et séparées par des cloisons tranversales; même grossissement, d'après une coupe longitudinale 1. — E, cellules du parenchyme cortical, finement réticulées-ponctuées sur les parois d'après une coupe longitudinale et sous le même grossissement 2.

1. Ces sortes de cellules, en files verticales, proviennent du cloisonnement de cellules primitives, originairement associées, dans le jeune liber, à des fibres libériennes et à des cellules grillagées; mais ces derniers éléments disparaissent plus tard et le vieux liber ou liber secondaire ne comprend plus guère d'autres éléments que des cellules parenchymateuses d'une seule sorte.

2. Ces cellules sont gorgées d'amidon et entremêlées de canaux gom-

Les rangees de lamelles fibreuses du bois primaire sont séparées par de nombreux rayons médullaires, assez hauts puisqu'ils présentent jusqu'à vingt rangées de cellules superposées, sur une épaisseur variable, comprenant depuis deux jusqu'à cinq cellules contiguës dans la partie large du rayon ; le plan vertical de celui-ci s'amincit toujours vers les deux extrémités, de façon à se réduire, en haut comme en bas, à une file unique de cellules dans le sens tangentiel. Les cellules radiales sont à peine allongées horizontalement ; elles ont des parois minces et finement réticulées. — L'activité reproductrice de cette première zone ligneuse, sur sa périphérie, s'oblitère au bout d'un temps plus ou moins long et, dès lors, c'est dans la région libérienne, vers les limites extérieures de cette région, entourée elle-même d'une zone de parenchyme cortical, que s'établit cette activité. De là proviennent par émissions successives plusieurs rangées concentriques de bois cortical ou bois secondaire, distribuées en zones sinueuses, formées de bois et de parenchyme libérien entremêlés. Les éléments fibreux de ce bois secondaire paraissent plus étroits, plus irréguliers, pourvus d'ornements plus variables que ceux de l'anneau primaire. Ils sont cependant traversés comme lui par des rayons médullaires semblables , qui paraissent formés généralement d'un nombre plus restreint de rangées de cellules superposées. Le parenchyme libérien auquel le bois secondaire est associé, se compose de cellules empilées en files verticales, à peine plus hautes que larges [1]. Extérieurement à cette région libérienne, la tige des *Cycas* comprend encore une zone de parenchyme cortical à cellules sinueuses polyédriques, traversée par de nombreux canaux gommeux et enfin une dernière zone sous-épidermique qui demeure longtemps active et qui, à l'aide de poussées successives, rejette de dedans en dehors les téguments corticaux formés d'écailles ou écussons qui tiennent la place des coussinets foliaires, longtemps après la chute des frondes.

On voit donc qu'une tige de *Cycas*, sur une coupe transversale,

meux. Elles forment un tissu, au milieu duquel circulent les faisceaux vasculaires anastomosés en treillis qui proviennent du dédoublement de ceux qui partent de l'étui médullaire pour se rendre aux feuilles, après avoir donné lieu à de nombreuses ramifications, les unes ascendantes, les autres horizontales, diversement repliées et anastomosées.

1. Le cloisonnement transversal des fibres libériennes a été observé dans le liber secondaire du Ginkgo par M. E. Bertrand.

présente, du centre à la circonférence, cinq zones successives qui sont : la moelle centrale, l'anneau du bois primaire, la région libérienne du bois secondaire, le parenchyme cortical et enfin l'hypoderme ou zone d'accrescence périphérique. En dépit de quelques analogies de détails, c'est là un plan caulinaire qui n'a rien de commun avec celui des Conifères, encore moins avec celui des Angiospermes, soit Monocotylées, soit Dicotylées. Mais si, à la croissance rapide, à la tige élancée et aux



Fig. 49. — Structure anatomique d'une foliole de *Bowenia*. — Coupe transversale (perpendiculaire au plan du limbe) montrant, entre les deux épidermes, un tissu parenchymateux, entremêlé de nombreuses cellules scléreuses et dépourvu de canaux gommeux. On distingue, en *f f*, deux faisceaux doubles, c'est-à-dire formés de deux parties, l'une centripète, l'autre centrifuge, encadrant des éléments spiralés très petits (d'après un dessin de M. B. Renault, sous un grossissement d'environ cinquante fois).

ramifications multiples qui caractérisent les Cordaïtées, on substituait par la pensée la lenteur de développement, l'axe simple et les bourgeons solitaires ou peu nombreux des Cycadées, il suffirait de cette substitution pour faire ressortir aussitôt, entre le type paléozoïque aujourd'hui éteint et celui qui est venu jusqu'à nous, l'analogie la plus étroite et la plus saisissante. Toutes les régions que nous avons énumérées plus haut se retrouvent dans la tige des Cordaïtées; il n'y a de différence que dans leur étendue proportionnelle et le bois cortical du genre fossile n'affectait pas, à ce qu'il semble, d'une façon aussi régulière, la distribution en zones concentriques qu'il présente dans les *Cycas* et qu'il doit à l'extrême longévité de ces végétaux, jointe à la lenteur de leur végétation qui ne se prononce que d'une façon intermittente. Le contraire existait chez les Cordaïtées et les lacunes transversales de leur région médullaire attestent l'activité de leurs fonctions végétales, obéissant pour ainsi dire à un essor continu. Ce sont là des divergences de détail dues à des circonstances et à des aptitudes particulières, mais qui voilent à

peine des analogies fondamentales dont il est difficile de méconnaître la réalité.

Ainsi, les Cycadées, par la structure anatomique de leur tige, touchent directement au stade progymnospermique; il nous reste à voir ce que dénotent leurs feuilles et leurs organes reproducteurs.

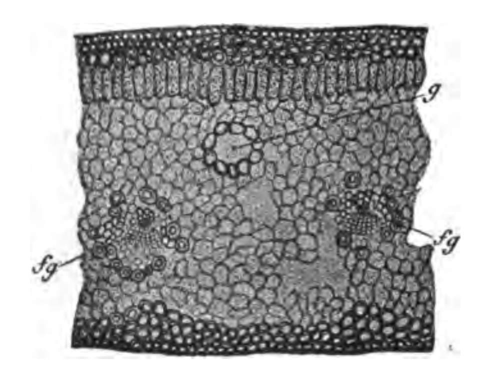


Fig. 50. — Structure anatomique d'une foliole de l'*Encephalartos horrida*. — Coupe transversale (perpendiculaire au plan du limbe) montrant la fermeté des deux épidermes, renforcés par plusieurs rangées de cellules hypodermiques à parois épaisses et, en haut, au-dessous des cellules hypodermiques, une rangée de cellules palissadées qui augmentent cette densité. Entre ces deux couches, s'étend une région parenchymateuse en partie lacunaire, qui comprend un grand canal gommeux *g*, placé au-dessus et au milieu de deux faisceaux fibro-vasculaires, *fg*, entourés chacun d'une rangée irrégulièrement circulaire de cellules scléreuses (d'après un dessin de M. B. Renault, sous un grossissement d'environ soixante fois).

Les Cycadées portent des feuilles pinnées, c'est-à-dire pourvues de segments distincts, insérés sur les côtés d'un support ordinairement simple, beaucoup plus rarement divisé (genre *Bowenia*). Mais si l'on considère, d'une part, la nature des feuilles primordiales et, de l'autre, l'apparence des androphylles et des carpophylles qui ne sont que des organes foliaires modifiés pour servir de supports aux parties sexuées, on est conduit à admettre que les feuilles des Cycadées ont dû être originairement soit entières et simples, soit plus probablement lobées ou incisées le long des bords (*Cycas*, *Zamia*) ou bien encore pourvues d'un limbe biparti (*Ceratozamia*). Il est impossible de ne pas remarquer l'affinité de ces feuilles primitives présumées, avec celles de certaines Cordaïtées anomales et des Salisburiées prototypiques. L'analogie de structure qui relie les feuilles de ces

deux groupes à celles des Cycadées, par la présence commune d'un tissu lacunaire sous-épidermique, formé de cellules disposées en bandelettes ramifiées, tend à confirmer encore ce point de vue. On entrevoit par là une convergence mutuelle des trois

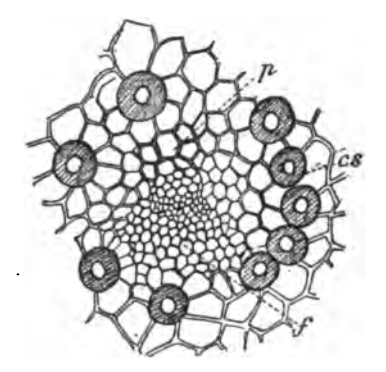


Fig. 51. — Coupe transversale d'un faisceau foliaire de l'*Encephalartos horrida* fortement grossi. — Les cellules scléreuses, *c s*, qui entourent ce faisceau, laissent voir au milieu d'elles les deux parties du faisceau, l'une centripète, dans le haut, en *p*, comprenant de gros vaisseaux rayés et ponctués; l'autre centrifuge, inférieure par rapport à la première, en *f*; entre les deux parties sont encadrés des éléments spiralés plus petits (d'après un dessin de M. B. Renault).

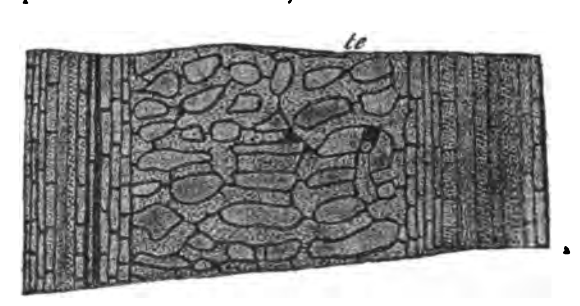


Fig. 52. — Structure anatomique du mésophylle d'une foliole de l'*Encephalartos horrida*. — Coupe longitudinale, parallèle au plan du limbe, sous le même grossissement que les figures 49 et 50. On distingue sur cette coupe, entre les deux faisceaux comprenant des vaisseaux ponctués avec un entourage de cellules ponctuées-scléreuses et de tissu conjonctif cellulaire, servant d'étui, le tissu lacunaire, *t l*, constitué par des cellules ramifiées-sinueuses, circonscrivant des espaces vides. Cette sorte de tissu occupe, à l'intérieur des feuilles de Cycadées, aussi bien que dans celles des Cordaïtées et des Salisburiées, l'intervalle des nervures et s'étend de l'une à l'autre.

groupes, ayant pour effet de diminuer l'intervalle qui les sépare, convergence qui nous ramènerait inévitablement, si nous pouvions en retrouver tous les termes, vers une souche commune

d'où nous les verrions également émerger, au fond d'un âge des plus reculés.

Nous avons constaté chez les Cordaïtées un haut degré de complexité organique se manifestant par des appareils reproducteurs qui répondent à des jets de feuilles profondément modifiées. Ici, l'axe primaire porte des bractées, et à l'aisselle de ces bractées se développent les jets ou bourgeons de deuxième génération dont certaines feuilles deviennent des androphylles ou des carpophylles symétriquement disposés au milieu des bractéoles ou feuilles avortées stériles qui leur servent d'involucre. Chez les Salisburiées, le support ovulaire n'est pas de même ordre que celui de l'appareil mâle. Celui-ci est un axe dont toutes les feuilles transformées portent des logettes disposées à leur sommet, à peu près comme dans les Cordaïtées. L'appareil femelle au contraire se trouve réduit, par l'avortement de l'axe, à des feuilles isolées transformées en autant de carpophylles et supportant un ou plusieurs ovules qui tiennent la place du limbe foliaire avorté. — Nous verrons bientôt que c'est un caractère général et distinctif du groupe entier des Aciculariées, c'est-à-dire de l'ensemble des Taxinées et des Conifères réunies que, chez ces plantes, l'appareil femelle résulte d'un degré de génération plus avancé que l'appareil mâle. L'ovule naît par conséquent d'un bourgeon situé à l'aisselle des bractées d'un axe modifié, tandis que les logettes à pollen occupent directement les feuilles transformées d'un axe correspondant.

Les Cycadées, plus simples à ce point de vue que l'un ou l'autre des groupes précités, ont leurs organes mâles ou femelles uniformément attachés aux feuilles modifiées de l'axe qui, chez elles, constitue l'appareil floral. En d'autres termes, la même signification morphologique, s'applique, dans les Cycadées, à l'appareil mâle et à l'appareil femelle, et ces appareils sont toujours de première génération. Mais les sexes demeurent constamment séparés sur des pieds différents et de plus il existe encore cette distinction que, chez les seuls *Cycas*, ce n'est pas un axe secondaire, mais en réalité l'axe principal ou mieux la tige elle-même sur laquelle se trouvent directement implantés les carpophylles ou feuilles modifiées qui portent les ovules. Cette exception toute spéciale ne s'applique qu'au sexe femelle, chez les *Cycas* eux-mêmes; le strobile mâle rentrant dans la règle ordinaire. C'est

là du reste le degré de simplification le plus grand dont les Phanérogames puissent donner l'exemple et par une juste consé-

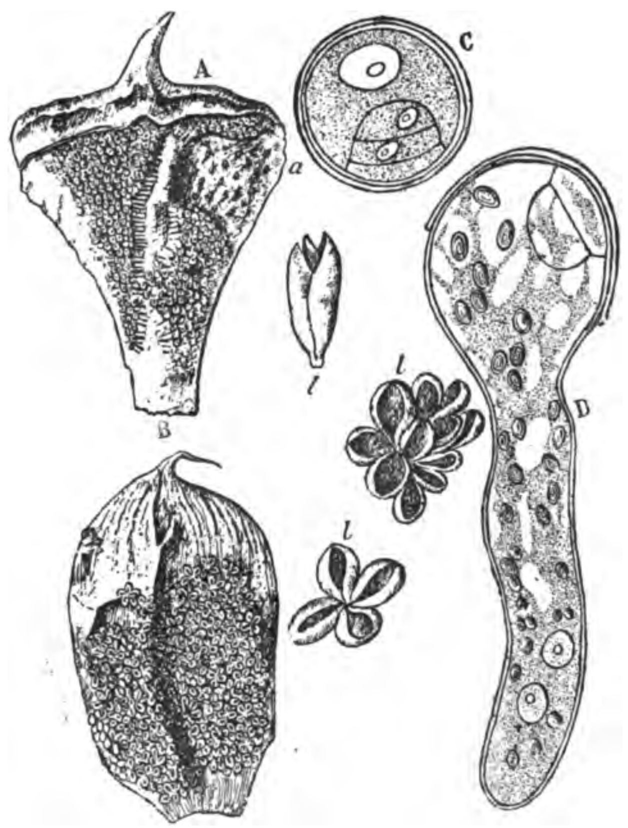


Fig. 53. — *Organes mâles des Cycadées*. — A, androphylle ou écaille détaché d'un strobile mâle du *Cycas revoluta* Thb., vu par la face dorsale, pour montrer le mode de groupement des sacs polliniques ou microsporanges. On distingue, en *a*, une portion dénudée qui laisse voir les points d'attache, sur lesquels les logettes se trouvent groupées quatre par quatre ; en *l*, une des logettes grossie qui montre l'enroulement en cornet qui suit la déhiscence. — B, androphylle d'un *Macrozamia*, vu de dos, comme le précédent, et montrant les logettes distribuées en rosettes ou agglomération de 3-4-5, la plupart ouvertes ; *l l*, logettes agglomérées et grossies, après leur déhiscence. — C, grain de pollen du *Macrozamia longifolia* Miq., avant la germination, sous un très fort grossissement (d'après Juranyi) ; on distingue à l'intérieur un corps cellulaire à trois divisions, une des cellules étant beaucoup plus grande que les deux autres. — D, le même, après la germination, montrant le développement du tube pollinique qui présente, à son extrémité antérieure, deux nucléoles en voie de formation. L'exine ou tégument extérieur sert de coiffe au corpuscule ; l'on distingue de nombreux grains de fécule épars dans le protoplasme, et, dans le haut, les deux cellules végétatives demeurées rudimentaires (grossissement de trois cents fois environ).

quence les carpophylles des *Cycas* représentent des feuilles faiblement transformées. Ces organes sont ainsi de nature à nous instruire de la façon dont les choses ont dû se passer au moment où les végétaux phanérogames les plus anciens commencèrent à revêtir leurs caractères, en se détachant de leur souche cryptogamique pour s'élever à un stade supérieur.

Dans les Cycadées, les logettes polliniques ou microsporanges sont distribuées par sores ou groupes de trois à cinq sur la face inférieure des androphylles, disposition qui rappelle ce qui a lieu chez les Filicinées. La proportion relative des grains de pollen, leur forme souvent elliptique, le sillon médian qui les partage et qui facilite la sortie de l'intine composent autant de traits spéciaux, caractéristiques des Cycadées. La segmentation intérieure existe, mais elle est réduite à un très petit nombre de cellules, dernier vestige du prothalle. Une première bipartition engendre deux cellules, dont une beaucoup plus grande donne lieu à l'expansion tubuleuse ; l'autre, très petite, occupe le pôle opposé, mais elle subit une nouvelle partition, en sorte que le grain de pollen des Cycadées est normalement tricellulaire. Il faut croire que cette simplification du corpuscule pollinique, par laquelle le groupe végétal que nous examinons se trouve assimilable aux Gymnospermes propres, se sera autrefois réalisée graduellement. Sans doute elle a dû sortir d'une tendance, pour ainsi dire inévitable, qui aura entraîné des résultats similaires dans des catégories préalablement différenciées et n'ayant entre elles rien de commun, si l'on fait abstraction de leur point de départ originaire.

On pourrait dire encore que la microspore des Progymnospermes, dans sa marche inévitable vers une simplification croissante, a bien pu obéir à deux impulsions différentes, bien que destinées à produire des résultats analogues, mais non précisément identiques. L'une de ces impulsions aurait entraîné la formation à l'intérieur des grains de pollen, d'un corps pluricellulaire, prothalle rudimentaire dont les cellules seraient restées égales entre elles; c'est effectivement ce que nous avons observé chez les Dolérophyllées, les *Pachytesta* et les Cordaïtées. — L'autre impulsion n'aurait pas abouti aux mêmes résultats : impliquant la présence originaire d'un prothalle semi-inclus, elle aurait réalisé une modification plus profonde de ce dernier.

Dans la catégorie de végétaux, influencée de cette seconde façon, et qui comprend, non seulement les Cycadées, mais ausssi, toutes les vraies Phanérogames, le prothalle, prodigieusement simplifié,

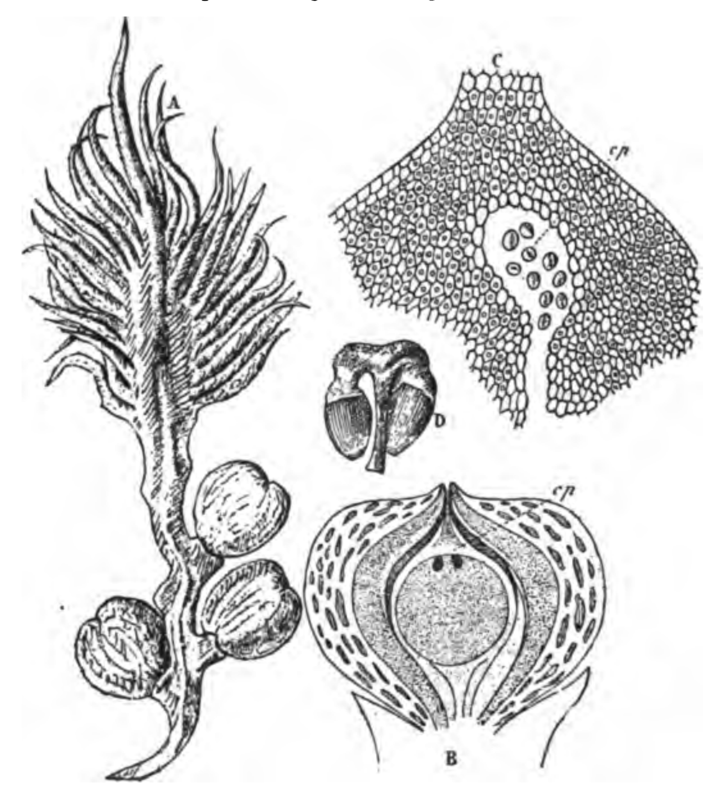


Fig. 54. — *Organes femelles et fécondation des Cycadées.* — A, carpophylle ou support fructifère du *Cycas revoluta* Thbg. (1/2 gr. nat.). — B, coupe longitudinale axile d'une graine de la même espèce, montrant la structure intérieure, au moment de l'apparition des corpuscules, d'après Warming. On distingue sur cette coupe, sous un double tégument dont l'intérieur est osseux et l'extérieur charnu et fibreux, dans le haut, le canal du micropyle par où s'engagent les grains de pollen qui pénètrent dans la chambre pollinique, *c p*, et, au centre, le sac embryonnaire présentant deux corpuscules vers le sommet, immédiatement au-dessous de la chambre pollinique. — C, coupe longitudinale de la partie supérieure du nucelle d'un *Ceratozamia*, pratiquée un peu en dehors de l'axe, de manière à éviter le micropyle et à traverser la chambre pollinique, *c p*. On voit dans cette chambre un certain nombre de grains de pollen qui n'ont pas encore donné naissance au tube pollinique. — D, carpophylle ou écaille peltée supportant deux graines inverses, détaché d'un strobile de *Zamia* (gr. nat.).

ne consiste plus qu'en une seule cellule extérieure, résumant toute la partie de l'organe destinée à paraître au dehors. Deux

autres cellules entièrement subordonnées, demeurées intérieures et sur le point de disparaître, ne sont plus que des vestiges faiblement accusés de la structure antérieure, tandis que la principale, devenue tubulaire et hypertrophiée, au lieu de donner naissance aux cellules mères des anthérozoïdes, se trouve occupée par un protosplama diffluent et granuleux, semé tout au plus de quelques vacuoles.

Les ovules ou macrosporanges des Cycadées sont au nombre de ceux qui naissent du bord ou de la superficie des feuilles carpellaires. On voit clairement dans les *Cycas* que chacun d'eux tient la place d'un segment de la fronde sexuée ou carpophylle, et l'on compte sur ce dernier organe plusieurs paires d'ovules enchâssés un à un dans les crans qui correspondent à la base du segment modifié. Dans les autres genres, il n'y a plus que deux ovules situés vers la base ou sous un repli de la feuille carpellaire. La réduction du nombre des ovules a dû s'opérer graduellement chez les Cycadées et l'exemple des *Cycas* dont les carpophylles portent des ovules plus nombreux, en même temps que l'organe lui-même rappelle davantage une feuille normale, cet exemple devient un indice révélateur de ce qui a dû se passer autrefois lors de l'évolution des types primitifs. Nous allons voir effectivement que cette appréciation n'est nullement en désaccord avec les faits.

En résumé, les présomptions basées sur l'interprétation des organes rendent probable l'existence originaire de Cycadées à feuilles simples, à nervures longitudinales parallèles mais plus ou moins divergentes, à limbe frangé le long des bords, puis fissuré ou segmenté, finalement penné. Les mêmes présomptions autorisent à admettre des feuilles sexuées, fixées sur l'axe primaire ou sur des axes particuliers, portant les unes des microsporanges ou sacs polliniques groupés en sores sur leur face dorsale, les autres des ovules ou macrosporanges d'abord nombreux et couvrant la superficie du limbe, puis réduites graduellement et tenant finalement la place d'un segment avorté. Ces Cycadées prototypiques, d'après le plan de structure caulinaire que leurs descendants ont gardé, n'auraient pas été bien éloignées des Cordaïtées. Cette affinité supposée se trouve d'ailleurs en concordance directe, non seulement avec les détails anatomiques qui distinguent la feuille dans les deux groupes, mais elle ressort

encore de la présence du double faisceau foliaire que les seules Cycadées présentent dans la nature actuelle, tandis qu'il se

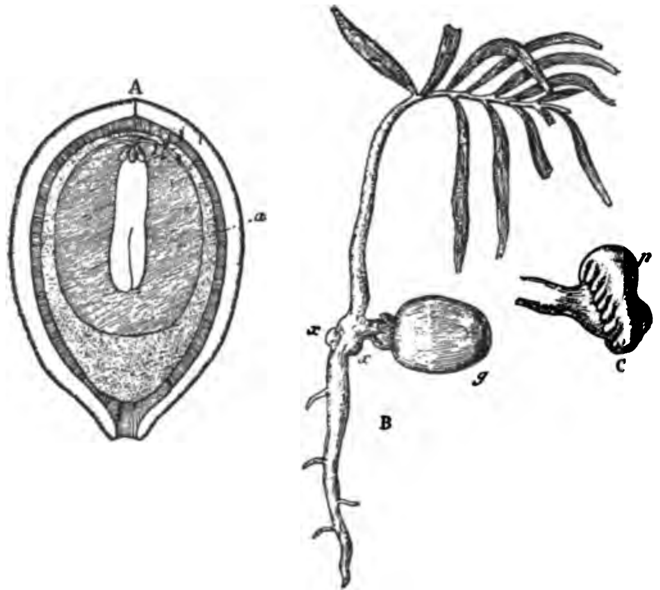


Fig. 55. — *Structure intérieure et germination de la graine des Cycadées.* — A, coupe centrale et longitudinale d'une graine mûre de *Cycas circinalis* L. (gr. nat.). Sous un tégument charnu extérieurement, osseux à l'intérieur, on distingue l'endosperme *a* renfermé dans le nucelle dont il occupe la plus grande partie. Au centre de l'endosperme, parait l'embryon [1] suspendu par l'extrémité radiculaire qui correspond à la direction du micropyle par où la fécondation s'est opérée. On aperçoit encore sur ce point des vestiges de plusieurs embryons dont un seul s'est finalement développé. L'extrémité opposée de l'embryon se termine par deux cotylédons un peu inégaux et obtus, appliqués l'un contre l'autre. Ces cotylédons sont destinés à demeurer inclus, c'est-à-dire à ne pas sortir de la graine lors de la germination, comme on le voit en B. — B, germination du *Zamia spiralis*, d'après Schacht. On voit la plantule âgée de six mois, adhérant latéralement à la graine, dans laquelle les cotylédons demeurent engagés, émettre en haut sa première feuille pennée et en bas la racine primaire, déjà munie de quelques radicelles; au collet de la plantule, deux proéminences, *x x*, montrent les débuts des racines adventives qui vont se développer; les cotylédons demeurent inclus à l'intérieur du tégument de la graine, *g*. — C montre le principal des deux cotylédons muni à son extrémité d'un petit limbe lobé sur les bords (sous un assez fort grossissement).

1. C'est la première fois, en remontant la série des Phanérogames, que nous rencontrons l' « embryon » ou « plantule », dont la présence n'a pu encore être observée dans les Proangiospermes fossiles. Les graines de ces végétaux, étudiées jusqu'ici, étaient toutes dans l'état qui précède l'apparition de l'embryon. Quant à ce qui concerne la signification propre de cet embryon, on reconnait aisément d'après l'assimilation incontestable de l'endosperme et des corpuscules au prothalle et aux archégones des

montre chez tous les végétaux du stade progymnospermique examinés jusqu'ici, depuis les Sigillaires et les Dolérophyllées jusqu'aux Cordaïtées inclusivement.

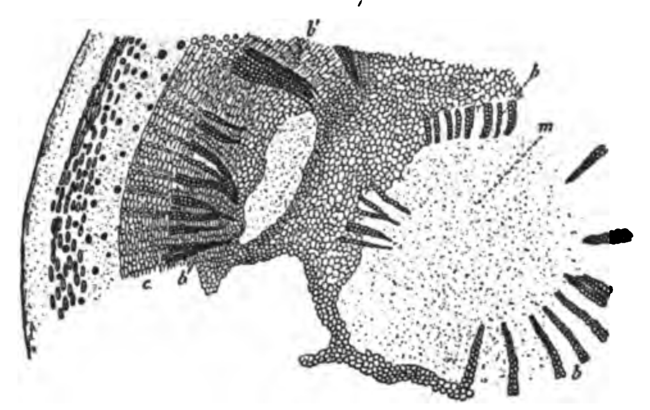


Fig. 56. — *Plan caulinaire d'une Cycadée primitive ou Cycadoxylée* (d'après M. B. Renault). — Coupe transversale d'une portion de tige du *Cycadoxylon Fremyi* Ren., légèrement grossie. On distingue sur cette coupe, en *m*, la région centrale médullaire, entourée, en *b*, de lames ligneuses éparses, en anneau discontinu, appartenant à la formation du bois primaire. En dehors, après un intervalle occupé par un tissu de parenchyme libérien assez lâche et en partie détruit, on observe, en *b'*, les lames rayonnantes du bois secondaire ou bois cortical, constituant un second anneau, discontinu et irrégulièrement concentrique par rapport au premier; *c* marque la zone reproductrice cambienne; au delà, vers la périphérie, s'étend le parenchyme cortical, parsemé de canaux gommeux et occupé, d'après M. B. Renault, par des cellules à parois poreuses, allongées dans le sens horizontal.

Ce sont là les affinités génésiques ou indices de filiation de l'ensemble des Cycadées : il s'agirait maintenant de suivre le groupe à travers les âges et de tracer le tableau de son évolution particulière. De même que sa caractéristique actuelle est

Cryptogames, que cet organe correspond exactement à une plantule, à un sporogone, se dégageant d'un prothalle inclus. Ce sporogone subit dans son évolution un arrêt et demeure latent jusqu'au moment où des conditions favorables de chaleur et d'humidité lui communiquent un ébranlement nouveau, à la faveur duquel il se dégage et se développe à l'extérieur par l'allongement de ses deux extrémités, la radicule et la tigelle.

Corrélativement à ce phénomène d'inclusion parfaite du prothalle femelle, se manifeste l'emprisonnement de la microspore et de son produit dans la chambre pollinique, et l'on conçoit que cette double particularité soit la cause de la situation faite au sporogone et qu'elle ait entrainé son état dormant, destiné à ne prendre fin qu'au moment où les conditions favorables à la germination seront réalisées. L'embryon reste donc subordonné à une chance heureuse, au risque de périr si elle lui échappe, ce qui en effet a lieu bien souvent.

d'être peu varié et peu fécond, de même aussi il faut reconnaître qu'il a manifesté une faible plasticité dans le passé et qu'il a été fixé dans ses traits principaux depuis une date des plus reculées. Les Cycadées, même à l'époque de leur plus grande splendeur, n'ont jamais donné lieu qu'à des combinaisons de formes ou mieux à des oscillations morphologiques comprises dans d'étroites limites. La distribution qui consiste à placer les *Cycas*, d'une part, et tous les autres genres, de l'autre, pour en former une tribu sous le nom de Zamiées, ce partage correspond réellement à une très ancienne distinction; on en observe des indices dès l'étage infraliasique ou rhétien. — Plus loin encore dans le passé, on rencontre déjà divers genres de vraies Cycadées, dans le permien et même dans le carbonifère supérieur, à côté des premiers vestiges de Conifères proprement dites. Mais l'origine du groupe est plus ancienne encore, et le jalon le plus reculé nous sera fourni par les *Nœggerathia* du type du *N. foliosa* Sternb. de Radnitz, qui appartiennent à l'horizon du carbonifère moyen. Ce type, dont les parties fructifiées ont été signalées par Geinitz et O. Feismantel et dernièrement par Stur et par E. Weiss, représente, selon nous, une Cycadée toute primitive et, par cela même, ayant des organes reproducteurs beaucoup moins transformés que ceux des *Cycas* eux-mêmes. Le type est cependant déjà pourvu de frondes ailées à pinnules adhérentes le long d'un rachis commun, et les nervures flabellées-divergentes de ces pinnules vont atteindre la marge en y produisant des dentelures, suivant une disposition analogue à celle dont nos *Zamia* actuels offrent l'exemple.

Les folioles fructifiées des *Nœggerathia*, articulées, à ce qu'il semble, par un onglet d'insertion sur le rachis commun, ne sont que faiblement transformées. Elles sont au total cependant plus petites que les parties correspondantes des frondes stériles, frangées sur les bords ou entières, selon les espèces. La superficie de l'une de leurs faces, surtout vers la base, se trouve parsemée de points saillants distribués par groupes ou séries, et ces points saillants répondaient à autant de bases réceptaculaires sur lesquelles étaient implantés autant d'ovules que l'on rencontre épars auprès des carpophylles et qui paraissent s'être détachés après maturité. Ils reproduisent en tout l'aspect et la forme des graines connues sous le nom de *Rhabdocarpus;* mais leur plus

grand diamètre excède à peine 4 millimètres sur une épaisseur de 3 millimètres environ. On voit par là que chez les *Nœggerathia*

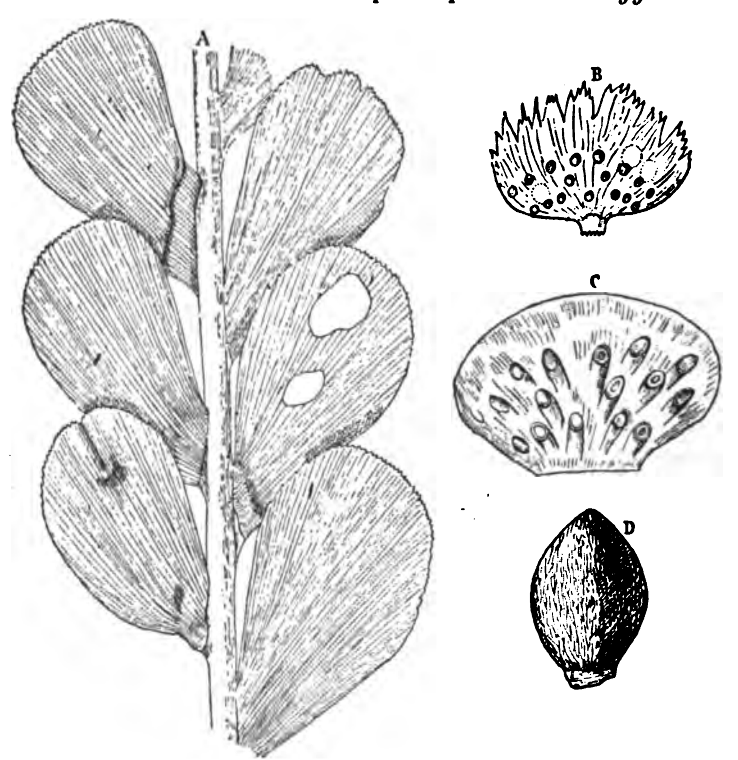


Fig. 57. — *Type cycadéen primitif.* — Organes caractéristiques d'une Nœggérathiée, *N. foliosa* Sternb. — A, portion de feuille pinnée, montrant plusieurs folioles obliquement insérées sur les côtés du rachis ou pétiole commun, d'après un échantillon du carbonifère moyen de Radnitz, faisant partie de la collection du Muséum de Paris. — B, carpophylle ou foliole fertile détachée de la même espèce, observée à Radnitz, d'après une figure de Stur. — C, autre carpophylle de *Nœggerathia* recueilli à Radnitz et attribué par M. E. Weiss soit au *N. foliosa*, soit à une espèce voisine. — D, une des graines vue isolément et assez fortement grossie, montrant à la base un bourrelet d'insertion, correspondant aux cicatrices qui occupent la surface du carpophylle.

les ovules ou macrosporanges, bien que disposés par séries et déjà limités en nombre, étaient à la fois plus petits et plus nombreux que ceux des Cycadées venues postérieurement. Ce travail de réduction a eu pour terme ultime les ovules des Zamiées insérés par paire unique, sous le repli du limbe foliaire avorté qui sert à constituer l'écaille.

Les carpophylles des *Cycas*, avec leurs ovules implantés le long du rachis de la fronde et tenant lieu chacun d'un segment avorté, représentent déjà un appareil plus transformé d'un degré

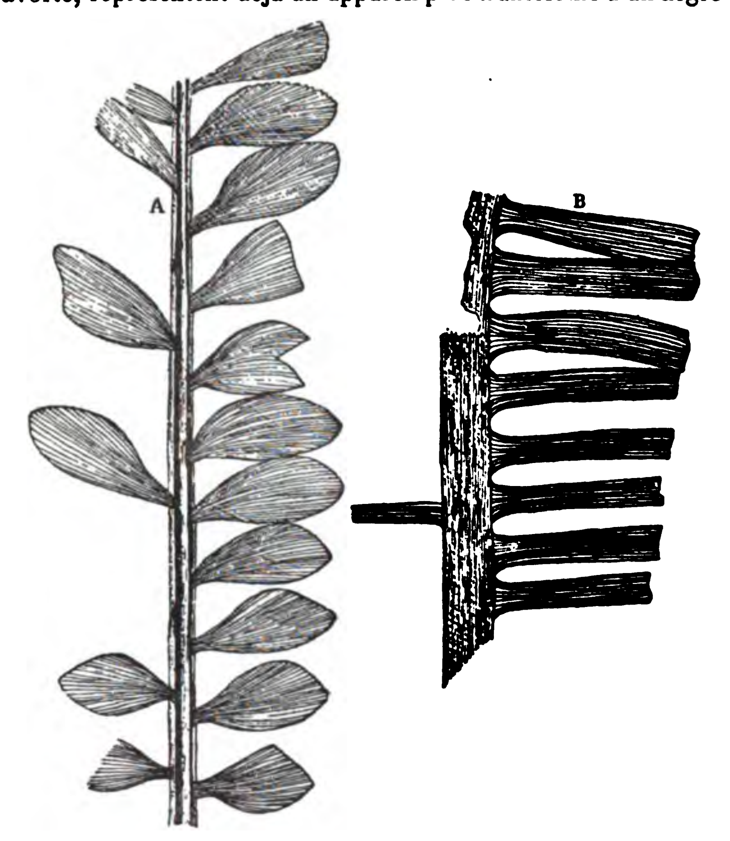


Fig. 58. — *Types de Cycadées primitives.* — A, *Pterophyllum Grand'Euryanum* Sap. et Mar., fragment de fronde d'une espèce du terrain carbonifère supérieur, découverte par M. Grand'Eury et communiquée par lui. — B, *Sphenozamites Rochei* B. Ren., fragment de fronde d'une espèce du permien inférieur d'Autun, signalée par M. B. Renault comme la plus ancienne du genre. Le *Sphenozamites Rochei* se rapproche sensiblement des *Nœggerathia* dont il représente peut-être un prolongement; les *Sphenozamites* de l'oolithe, à leur tour, seraient une dernière expression de ce même type.

que la fronde si faiblement modifiée des *Nœggerathia*. Les folioles de ceux-ci conservent en effet leur limbe et présentent des ovules à la fois plus petits et plus nombreux ; le travail qui doit aboutir à la réduction du nombre de ces organes et favoriser

le développement de ceux qui persisteront est encore éloigné de son terme. Nous considérons ainsi les *Nœggerathia* vrais comme représentant un état antérieur et primitif du groupe des Cycadées encore en voie d'évolution, mais possédant déjà la plupart des traits qui le distinguent, spécialement des feuilles conformées comme celles des Zamiées. — La position des ovules est naturellement érigée à la surface des folioles carpellaires des *Nœggerathia*, comme elle l'est encore chez les *Cycas*. C'est le repli et la contraction de la feuille sexuée qui a dû entraîner l'inversion des ovules des Zamiées. Il a suffi à ces organes de naître le long de la marge du limbe pour amener cette situation; insérés au contraire vers la base et dans le milieu de la superficie de chaque foliole, leur position devait être érigée, comme elle l'est effectivement chez les *Nœggerathia*, d'après les figures données par Stur et par Weiss dans leurs notices respectives [1].

Du carbonifère moyen au permien et même encore dans ce dernier terrain, les vestiges de Cycadées sont partout excessivement rares. Ces plantes se tenaient à l'écart des eaux, dans les parties intérieures et accidentées des régions continentales d'alors; elles étaient cantonnées, peu répandues et peut-être aussi peu diversifiées, mais elles n'étaient pour cela ni absentes ni très différentes de ce qu'elles devinrent dans l'âge immédiatement postérieur. C'est ce qui semble bien prouvé par la découverte d'une véritable Cycadée dans le carbonifère supérieur de Montchanin (Saône-et-Loire), due à M. Grand'Eury. Cette Cycadée est représentée par un fragment de fronde que nous reproduisons et qui rentre sans anomalie parmi les *Pterophyllum*, genre dominant dans le trias, surtout lors du keuper et que l'on observe encore à d'autres niveaux. Les *Pterophyllum* rappellent assez les *Dioon* par le mode d'insertion des pinnules de leur fronde; on doit encore les comparer aux *Macrozamia;* mais il est à croire qu'ils se rapportent à un type de Cycadées réellement disparu; leurs organes reproducteurs sont d'ailleurs totalement inconnus. On peut en dire autant de

1. Stur, *Z. Kenntniss d. Fructific. d. Nœggerathia foliosa* C. de c. *aus d. Radnitzer Schicht. d. oberen Carbon in Mittel-Böhmen; — Verhandl, Bericht vom* 31 oct. — *Bemerkungen z. Fructific. v. Nœggerathia* v. Herrn E. Weiss ni Berlin; — *Gessellsch. Abdruck a. d. Zeitschr. d. Deutsch. géol.* Jahrg. 1879.

ceux des *Nilssonia*, que certains auteurs refusent même d'inscrire parmi les Cycadées; mais à partir de la base du lias, sur l'horizon du rhétien, on voit les Cycadées prendre une extension de plus en plus marquée et tendre à occuper dans la flore contempo-

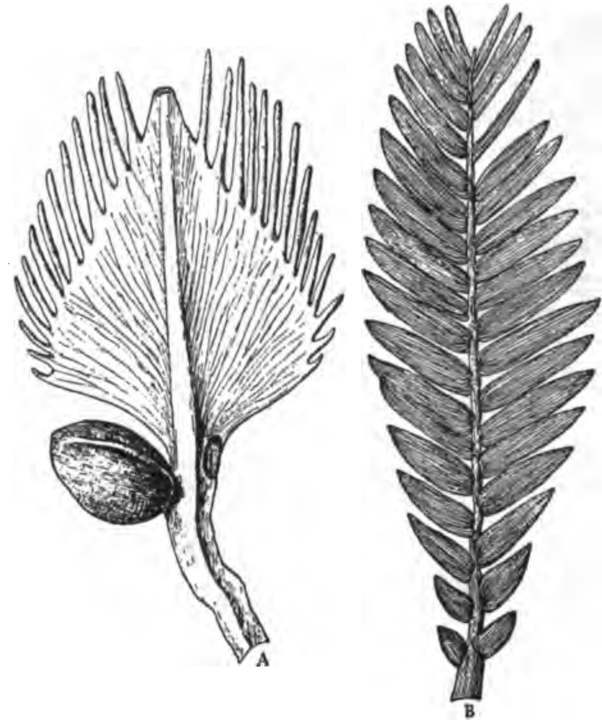


Fig. 39. — *Cycadées européennes jurassiques.* — A, *Cyçadospadix Hennoquei* Sap., carpophylle avec une graine en place, d'après un échantillon provenant du grès infraliasique de Hettange près de Metz. Çe carpophylle représente sans doute l'appareil fructificateur du *Cycadites rectangularis* Brauns dont les frondes se rencontrent dans le même gisement. — B, *Zamites Moreaui* Brngt., fronde entière, d'après un exemplaire provenant des calcaires coralliens de Saint-Mihiel (Meuse), 1/3 gr. nat.

raine une place considérable, qu'elles garderont jusqu'à l'introduction en Europe des Dicotylées. On voit en même temps leurs types se multiplier et plusieurs de ceux qui se montrent alors sont destinés à prolonger leur existence en Europe jusqu'après le milieu des temps secondaires. Les principaux de ces genres européens jurassiques sont les *Cycadites*, les *Podozamites*, les *Anomozamites*, les *Ctenophyllum* et *Dioonites*, les *Otozamites* et

enfin les *Zamites* et *Sphenozamites*. Les trois derniers genres, auxquels il est naturel de rattacher les *Glossozamites* et les *Ptilophyllum* de l'Inde Anglaise, ont dû former une petite famille dont on constate les développements successifs, mais dont il est

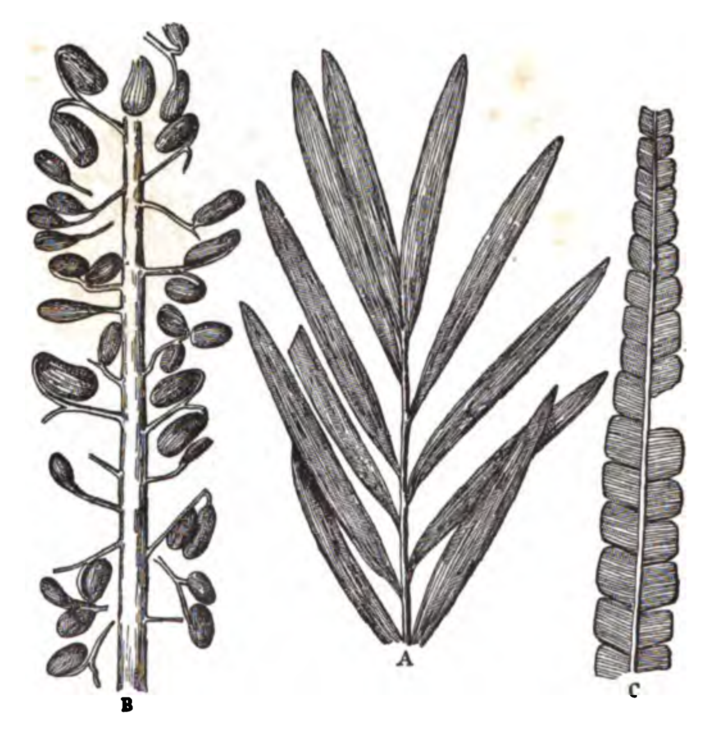


Fig. 60. — *Types de Cycadées européennes jurassiques*. — Genres *Podozamites*, — *Zamiostrobus* et — *Anomozamites*. — A, *Podozamites distans* Presl, partie supérieure d'une fronde, d'après un échantillon de l'infralias de Palsjö en Scanie, figuré par Nathorst. — B, *Zamiostrobus stenorhachis* Nath., appareil fructificateur d'une Zamiée jurassique, probablement d'un *Podozamites*, d'après un échantillon de Palsjö découvert et figuré par Nathorst. La figure représente la partie moyenne d'un axe très allongé, qui porte, insérés le long de ses côtés, les carpophylles consistant en supports grêles, divisés supérieurement en deux branches portant suspendue à leur extrémité une graine inverse. — C, *Anomozamites gracilis* Nath., portion de feuille d'une Cycadée infraliasique de Palsjö dont le type se rattache à la section des *Nilssonia*.

fort difficile, sinon impossible, de déterminer les vrais caractères, en l'absence des organes fructificateurs qui n'ont pas encore été observés. Nous savons seulement que la vernation des jeunes frondes de cette section n'avait rien de circinné comme chez les *Cycas*, mais qu'elle était érigée-imbricative et qu'elle

rappelait par conséquent ce qui a lieu à cet égard dans les *Macrozamia* et les *Encephalartos*. On ne saurait rien dire des *Anomozamites* dont on ne connaît que les frondes, sinon que leur type semble tenir le milieu entre celui des *Nilssonia*, d'un côté, et celui des *Pterophyllum*, de l'autre. Les *Ctenophyllum* et les *Dioonites* ont des affinités un peu moins obscures, si toutefois on admet, comme réellement fondés, leurs rapports avec les *Dioon* actuels.

De tous ces genres, nous ne voyons guère que les *Cycadites* et les *Podozamites*, auxquels il convient pourtant de joindre quelques appareils reproducteurs, recueillis isolément (*Beania*, *Zamiostrobus*, *Androstrobus*), qui soient de nature à fournir des éléments d'appréciation suffisants pour la détermination des affinités véritables des Cycadées secondaires.

Nous savons, d'autre part, d'après l'examen des troncs qui se sont conservés dans beaucoup de cas, en dehors de toute connexion avec les frondes, que les Cycadées éteintes différaient assez peu de celles de nos jours. La structure intérieure n'a visiblement pas varié dans ses traits essentiels. Le *Clathropodium Trigeri* Sap., par exemple, laisse voir autour d'une large moelle, le même anneau ligneux relativement étroit et sans zone d'accroissement périphérique, que nous avons signalé dans les *Cycas* actuels. De nombreux exemples fournis par ce même *Clathropodium*, par le *Clathropodium sarlatente* Sap., par le *Platylepis micromyelon* (Morière) Sap., par le *Cylindropodium liasinum* (Schimp.) Sap., etc., démontrent que le phénomène auquel est due l'accrescence, par zones successives, des écussons corticaux qui revêtent les tiges âgées se manifestait chez les Cycadées secondaires de la même façon qu'il s'opère encore sous nos yeux. Dans certains cas, comme celui du *Platylepis micromyelon*, cette accrescence atteignait des proportions qui semblent inconnues chez les Cycadées actuelles, si l'on tient compte du faible développement en épaisseur de la tige proprement dite. Dans la section des Otozamitées, il est également certain que les frondes adultes se détachaient par désarticulation, en donnant lieu à une coupe transversale fort nette. Elles étaient donc implantées sur une base ou coussinet en saillie, dont la rapide accrescence favorisait la chute de l'organe foliaire. Ce sont là des traits épars qui permettent de reconstituer au moins le port des anciennes plantes

en rapprochant les frondes détachées des tiges qui les portaient. — Ces tiges étaient tantôt ovoïdes, tantôt allongées-cylindriques; elles annoncent presque constamment des végétaux de taille petite ou médiocre, quelquefois nains et bulbiformes, à l'exemple de certains *Zamia* américains.

Les *Cycadites* jurassiques touchent réellement à nos *Cycas* soit par les feuilles, soit par les carpophylles dont les empreintes sont fréquentes dans le lias inférieur de Hettange, près de Metz, ces *Cycadites* se rangent auprès des seconds, comme représentant un rameau particulier, prématurément détruit, de la tige d'où les *Cycas* actuels sont issus [1]. On peut encore attribuer sans invraisemblance à ces *Cycadites* jurassiques un cône mâle trouvé dans l'oolithe inférieure des environs de Châtillon-sur-Seine, par M. Jules Beaudoin, et décrit par l'un de nous sous le nom d'*Androstrobus Balduini*. C'est un strobile composé d'écailles épaissies en écusson au sommet et portant sur leur face inférieure des logettes à pollen, serrées les unes contre les autres et affectant la même forme cylindrique, devenue prismatique par la compression mutuelle, que présentent les organes correspondants des *Cycas;* dans les autres genres de Cycadées, au contraire, les logettes ont plutôt la conformation de coques ovoïdes.

Les *Podozamites*, dont M. Nathorst paraît avoir découvert l'appareil fructificateur, étaient des Cycadées de taille petite ou médiocre, amies des lieux humides et dont les frondes à vernation érigée rappelaient celles des *Zamia*, d'une part, des *Macrozamia*, de l'autre, par leurs folioles entières, lancéolées, pourvues de nervures longitudinales, rétrécies inférieurement et articulées sur le rachis commun dont elles se détachaient aisément à l'état adulte. Ce genre occupait un grand espace géo-

1. Le problème relatif à l'origine et à la filiation des vrais *Cycas* ou du moins de celle des deux sections du genre dont le *Cycas revoluta* Thbg. est le type, a été résolu par la découverte récente d'une forme ancestrale de l'espèce actuellement japonaise, dans la craie moyenne du Groënland. Heer a décrit (*Fl. foss. arctica*, VI, pars 2, p. 41, tab. 5) les feuilles et l'appareil fructificateur d'un *Cycas* fossile, *C. Steenstrupi*, dont l'étroite affinité avec le *Cycas revoluta* actuel est évidente. C'est de ce type crétacé arctique, plutôt que des *Cycadites* jurassiques européens, qu'il est naturel de faire descendre nos *Cycas* actuels, et plus particulièrement le *C. revoluta* qui se serait fixé au Japon après son exclusion des régions polaires, devenues trop froides pour ne pas entraîner son émigration en dehors de son premier berceau. (*Note ajoutée au moment de l'impression.*)

graphique lors des temps secondaires; on l'a observé, non seulement en Europe, mais en Sibérie et aussi dans les régions polaires. Les strobiles découverts en Scanie par M. Nathorst, dans les mêmes lits que les frondes (étage rhétien de Scanie), montrent (voir la figure 60, en B) un rachis grêle et long, sur lequel se trouvent implantés à angle droit de nombreux supports, minces, bipartites au sommet et dont les branches recourbées soutiennent à leur extrémité une graine ovoïde, striée en long et élargie, obtuse à son extrémité. Ici donc les carpophylles, réduits à l'état de supports ovulaires, sont dépourvus d'écusson ou scutelle, destiné à la protection de la graine. L'appareil ne constitue pas un strobile proprement dit, mais plutôt une inflorescence dont les parties n'avaient rien de dense. Les ovules, comme chez les *Cycas*, se développaient en dehors de tout tégument protecteur destiné à favoriser leur venue, ainsi que cela a lieu dans les Zamiées : une structure semblable devait être en rapport avec les conditions extérieures de l'époque, conditions essentiellement favorables, soit par suite de la douceur du climat, soit par le nombre plus restreint d'insectes phytophages et carpophages, au fonctionnement d'organes constitués de cette façon. Plus tard il en a été sans doute autrement et les Cycadées à ovules recouverts par des écailles agrégées en cône auront eu l'avantage sur les genres qui en étaient dépourvus. Le *Beania gracilis* de Carruthers dénote un appareil fructificateur assez analogue au précédent, bien qu'ici les supports soient dilatés au sommet en une sorte de membrane peltoïde, sous laquelle sont implantés les deux ovules qui sont épais, inverses et obtus. Cette structure, de même que celle du *Stenorachis* de Scanie, abstraction faite de la conformation grêle de l'axe et de l'espacement des carpophylles, s'écarte peu de celle qui caractérise les organes correspondants des *Zamia* et des *Macrozamia;* elle indique pourtant un degré de transformation plus avancé par suite de l'avortement presque complet du limbe de la feuille sexuelle; elle marque par cela même une complexité relative qui, jointe à l'étroite adaptation de ces mêmes genres à des conditions extérieures depuis altérées ou disparues, a dû contribuer plus tard à leur extinction. De nos jours les types cycadéens à carpophylles dilatés en écailles peltées strictement conniventes, exigent, à ce qu'il semble, l'intervention des insectes pour la

réalisation de l'acte fécondateur. Du reste, les organes strobiliformes, analogues à ceux de nos Zamiées, n'étaient pas inconnus a l'époque secondaire. Le *Zamiostrobus crassus* Schimp., du Wéaldien de l'île de Wight [1], est là pour le prouver et, comme d'autres organes semblables rencontrés à l'état fossile

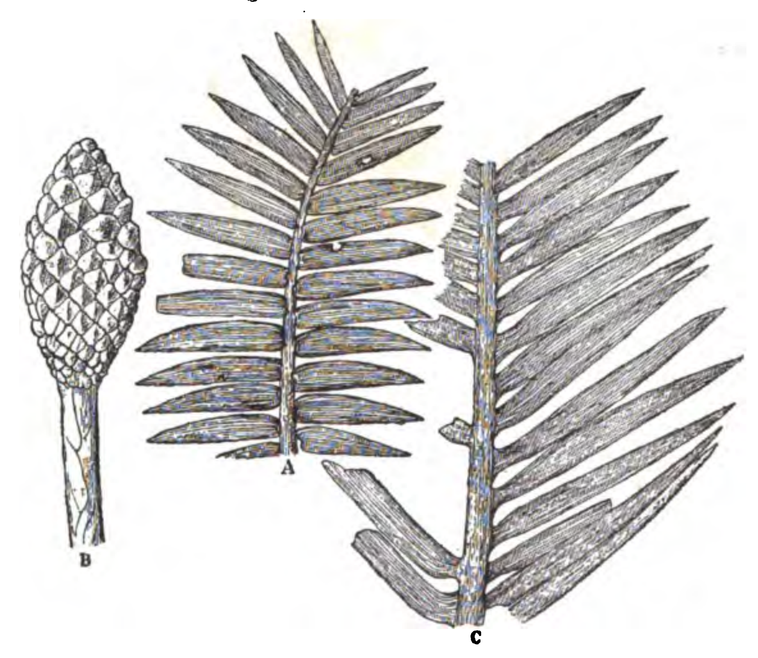


Fig. 61. — *Dernières Cycadées européennes.* — A. *Zamites epibius* Sap., fronde de petite taille d'une Zamiée tertiaire, recueillie dans le miocène inférieur (oligocène) de Bonnieux (Vaucluse). — B, *Zamiostrobus Saportanus* Schimp., cône femelle d'une Cycadée tertiaire, probablement d'une Zamiée, découvert dans le miocène inférieur d'Armissan (Aude). — C, *Encephalartos Gorceixianus* Sap., partie moyenne d'une fronde recueillie par M. Gorceix dans le miocène de Coumi (Eubée) — (2/3 grand. nat.). La dernière de ces trois espèces est la plus récente qui ait été rencontrée jusqu'ici en Europe et la seule qui ait pu être rapportée à un genre actuellement vivant.

proviennent également de la craie, cette multiplication en rapport avec la rareté croissante des formes de Cycadées jurassiques semble bien indiquer la marche évolutive de l'ensemble du groupe, dans la direction qui vient d'être signalée.

A partir de la craie supérieure, on perd de vue les Cycadées européennes. Il est à croire pourtant que ces plantes et même

1. Lindl. et Hutt., *Foss. Fl.*, II, tab. 136.

les genres secondaires aujourd'hui éteints ont dû continuer à y mener une existence obscure et subordonnée, en sorte que leur disparition définitive ne daterait réellement que de l'âge tertiaire. C'est ce que prouve effectivement l'empreinte d'un *Zamites* miocène, recueillie dans l'aquitanien inférieur des environs d'Apt (Vaucluse) et qui se range sans anomalie auprès du *Zamites Feneonis* de l'époque jurassique.

A la même époque, un *Encephalartos*, *E. Gorceixianus* Sap., trouvé par M. Gorceix dans le dépôt miocène de Coumi (Eubée), démontre que ce genre, actuellement africain, faisait alors partie de la flore européenne. Il aura depuis rétrogradé vers le sud en compagnie de bien d'autres plantes, et d'un grand nombre d'animaux graduellement éliminés de nos contrées.

On voit, en résumé, que la séparation des Cycadées en deux groupes inégaux, l'un comprenant les *Cycas*, l'autre les Zamiées, remonte à une époque des plus lointaines. Les Cycadées favorisées par les circonstances, dans un âge où elles n'avaient pas à soutenir la concurrence avec les Angiospermes, ont eu leur temps de prépondérance et se sont avancées jusqu'aux environs du pôle, comme l'attestent les découvertes de M. Heer sur les flores arctiques du Jura et de la Craie ; mais depuis, et surtout à partir de l'extension des Dicotylées, l'ensemble du groupe n'a cessé de décliner et de s'appauvrir graduellement. Après avoir perdu une partie notable de ses types, il n'a conservé les autres que parce que ceux-ci, grâce à des circonstances locales et exceptionnelles, ont pu échapper aux atteintes de la concurrence vitale et s'accommoder des nouvelles conditions d'existence graduellement établies. Les types éliminés ont succombé dans la zone boréale aux atteintes du climat ; ailleurs ils ont dû restreindre leur aire d'habitation à un espace de plus en plus limité ; les plus étroitement adaptés ont péri nécessairement les premiers, à mesure que s'effaçaient les particularités de milieu dont la présence avait antérieurement favorisé leur extension.

CHAPITRE III

STADE GYMNOSPERMIQUE

Les Salisburiées. — Les Aciculariées. — Evolution particulière des Taxinées et des Conifères.

C'est insensiblement, à l'aide de termes étroitement enchaînés, que nous venons d'atteindre les limites initiales du stade gymnospermique ; mais pour analyser et caractériser cette marche qui conduit d'un état antérieur, visiblement assimilable à celui que possèdent les Cryptogames, vers une organisation différente, il a fallu nous adresser le plus souvent à des types fossiles, afin de reconstituer les traits du passage que nous avions en vue. Par cela même et faute de documents complets, si l'on excepte ceux que fournissent les Cycadées, nous n'avons saisi clairement que certaines particularités; d'autres nous ont échappé forcément, et non seulement la faculté de les observer nous fait défaut jusqu'à présent, mais peut-être manquera-t-elle toujours.

Avec les Gymnospermes propres, qui font le sujet de notre étude actuelle, nous sortons, pour ainsi dire, de l'inconnu. Au lieu de plantes en grande partie disparues dont il s'agit de deviner les affinités et de reconstituer partiellement les organes, nous rencontrons une catégorie végétale. encore vivante et florissante. Du moins, si une portion des genres que cette catégorie comprenait autrefois a succombé sous l'effort du temps, leurs analogues les plus proches sont là sous nos yeux pour attester qu'en examinant les uns, nous sommes assurés de connaître et d'interpréter fidèlement les autres.

D'une façon générale, toutes les plantes qui, après avoir cessé d'appartenir aux Cryptogames, s'élevèrent décidément au-dessus des Progymnospermes, groupe dont le chapitre précédent a exposé les états divers et les fluctuations, toutes ces plantes

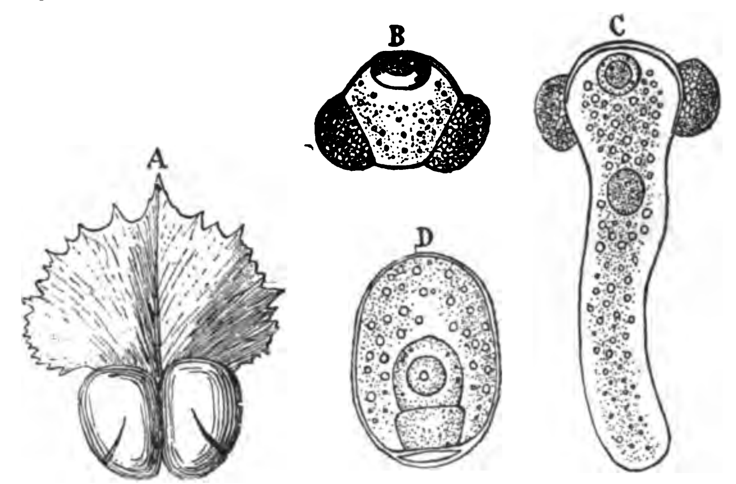


Fig. 62. — *Organes mâles des Abiétinées.* — A, androphylle ou écaille détachée du strobile mâle d'un *Abies*. La feuille sexuée, vue par sa face dorsale, supporte à sa base deux loges à pollen sur le point de s'ouvrir à l'aide d'une fente longitudinale (d'après Luersen). — B, grain de pollen ou microspore du *Pinus pinaster*, à l'état jeune, fortement grossi (d'après Strasburger). Ce grain de pollen laisse voir dans le haut un vestige de division cellulaire ou cellule stérile, et, sur les côtés, les deux protubérances ou ampoules caractéristiques, auxquelles l'exine donne lieu chez les Abiétinées. — C, ce même grain de pollen après l'émission du tube pollinique provenant de l'expansion vésiculaire de la cellule principale, faisant hernie au dehors après la rupture de l'exine. — D, grain de pollen du *Larix europæa* vu sous le même grossissement et montrant, à la base, la cellule stérile et au centre le nucléus de la cellule principale. Ce grain de pollen, représenté avant l'émission du tube pollinique, est le plus gros de tous ceux que possèdent actuellement les Gymnospermes.

ont nécessairement touché au stade que nous allons définir; seulement, certaines d'entre elles, après l'avoir atteint, ne firent que le traverser et s'avancèrent plus ou moins rapidement au delà, tandis que d'autres s'y arrêtaient pour ne jamais le dépasser : ces dernières sont celles qui fixeront notre attention.

Le stade gymnospermique est ainsi, à proprement parler, l'un des termes auxquels est venu aboutir le mouvement organique dont les Progymnospermes nous ont offert le tableau, illustré de plusieurs détails significatifs. Ce qui se trouve réalisé chez les Gymnospermes, c'est l'effacement ou mieux l'extrême réduction

des derniers vestiges de la vie prothallienne. Cette vie, ne l'oublions pas, avait d'abord constitué un état antagoniste de l'état agame et végétatif; elle balançait ce dernier et représentait la génération sexuée de la plante. L'état végétatif sexué, par une conséquence de la division du travail organique, n'a cessé de s'atténuer chez les Cryptogames d'abord, ensuite chez les Progymnospermes. Après avoir perdu son indépendance, il a tendu à disparaître graduellement. Dès lors, ne se séparant plus l'une de l'autre, la spore et le prothalle confondus en un seul organe soit mâle, soit femelle, concourent ensemble à la production de l'embryon ou plante nouvelle avec laquelle recommence la phase végétative agame. Mais les choses vont plus loin encore, puisque la spore et le prothalle étant désormais réunis, c'est seulement à l'intérieur de l'appareil femelle et sous le tégument protecteur de celui-ci que l'appareil mâle est appelé à remplir utilement ses fonctions. En un mot, la phase sexuée se trouve réduite à la seule opération fécondatrice provenant d'un rudiment de prothalle mâle développé à l'intérieur de la spore femelle et au contact d'un rudiment de prothalle femelle. C'est en cela que consiste la phanérogamie; c'est à un résultat aussi complexe qu'est venue aboutir cette série de réductions graduellement accumulées dont les Progymnospermes nous ont fourni des exemples frappants.

L'anthérozoïde était déjà disparu chez les Cycadées. Longtemps nécessaire à l'acte qui met en communication le contenu protoplasmique de deux cellules sexuées, il a cédé la place à un mécanisme plus complexe, moins rapide, mais sans doute plus sûr et sans doute aussi le seul applicable à l'état de structure du sexe passif, de celui qui, désormais inclus, doit attendre à l'intérieur de la macrospore la visite et le contact de l'autre sexe. — Prenons maintenant, l'un après l'autre, l'organe mâle (microsporange ou anthère, microspore ou grain de pollen) et l'organe femelle (macrosporange, macrospore, ovule) des Gymnospermes et nous saisirons facilement les caractères du stade auquel appartiennent les végétaux qui présentent ces organes.

Les microsporanges, toujours distincts des macrosporanges, ou nucelles, naissent du parenchyme d'une feuille transformée dont ils remplacent le limbe soit totalement, soit en partie, occupant toujours, dans ce dernier cas, la face inférieure ou dorsale

basilaire de l'androphylle; ils prennent le nom de « sacs polliniques »; il sont en nombre limité mais variable, distribués par groupes ou par paires. Ils s'ouvrent à la maturité par une fente et mettent en liberté les microspores ou grains de pollen, engendrés préalablement 4 par 4 dans des cellules mères, par un procédé absolument pareil à celui qui donne naissance aux microspores des Cryptogames supérieures (Sélaginellées). Seulement ici, les grains de pollen, au lieu de comprendre un prothalle inclus comme chez les Sélaginellées, au lieu de se segmenter en un certain nombre de cellules à peu près égales, comme dans les végétaux du stade précédent à l'exception des seules Cycadées, suivent l'exemple de celles-ci et ne présentent qu'une subdivision rudimentaire. Il se forme à l'intérieur du grain de pollen un corps de 2 à 3 cellules dont une seule plus-grande que les autres, dépourvues, à ce qu'il semble, de membranes d'enveloppe, constitue en faisant hernie au dehors ce que l'on nomme le tube pollinique.

Le tube pollinique remplace l'émission de l'anthérozoïde par un procédé, sans doute graduellement élaboré dans le cours du stade précédent et que les Cycadées nous ont déjà montré. Il constitue une sorte de prothalle vésiculaire non pas différencié, mais unicellulaire, se nourrissant par intussusception, rempli d'un protoplasma diffluent qu'il transporte à travers les tissus, pour le déverser finalement dans la cellule mère de l'embryon, cellule qui remplace l'archégone dans l'intérieur de l'ovule.

Les macrosporanges, réduits chacun à une seule macrospore et portant les noms de nucelle et d'ovule, naissent en nombre restreint, variable pourtant selon les genres, sur des feuilles transformées isolément ou sur des axes avortés dont ils remplacent et représentent les feuilles. L'ovule ainsi constitué n'est le plus souvent pourvu que d'un seul tégument traversé dans sa zone interne par de nombreux faisceaux vasculaires, non pas fermé au sommet, mais resserré de manière à former une ouverture tubuleuse ou « exostome » ou encore « canal micropylaire », par où s'opèrent l'introduction du grain de pollen et la fécondation. Entre la cavité intérieure de l'exostome et la base de l'organe se trouve contenue la masse du nucelle. L'amplification successive, au sein de cette masse nucellaire, d'une ou plus rarement de plusieurs cellules (l'une d'elles dans ce dernier cas prenant le

dessus sur les autres et les refoulant), cette amplification amène le développement du « sac embryonnaire », organe assimilé à la macrospore. Ici, nous nous contenterons de citer Sachs : cet auteur, après avoir dit que le sac embryonnaire demeure enveloppé jusqu'à la fécondation par une couche épaisse de « tissu nucellaire », ajoute que, longtemps avant cette fécondation, il se forme à l'intérieur de ce même sac embryonnaire un tissu cellulaire constituant l' « endosperme » [1], production assimilée au prothalle femelle des Sélaginellées et vers le haut de laquelle naissent en plus ou moins grand nombre des archégones appelés ici « corpuscules ». — L'analogie intime de cette organisation avec celle qui caractérise les Cryptogames hétérosporées, c'est-à-dire celles du stade le plus élevé, se trouve confirmée par les vues concordantes des savants les plus autorisés; elle demeure incontestable.

C'est à l'aide, on le sait, d'une opération longue, compliquée et même poursuivie avec des intermittences que le grain de pollen, tombé dans l'exostome et de là dans la cavité pollinique, développe son tube, l'étend, le pousse et pénètre graduellement à travers les tissus ramollis, de façon à parvenir enfin jusqu'à l'orifice des corpuscules. De leur côté, les corpuscules, véritables archégones, comprennent à leur exemple une cellule centrale et un orifice ou cellule operculaire, la « cellule du canal », par où se déversera le protoplasma fécondant. C'est à la suite des mouvements organiques accomplis sous l'influence de ce dernier phénomène (celui de la fécondation) que les corpuscules donnent naissance en définitive à plusieurs embryons ou ébauches de plantules, dont un seul se développe dans les cas les plus ordinaires.

Les corpuscules, au moment de la fécondation, c'est-à-dire lors de la rencontre de leur orifice supérieur avec le tube pollinique allongé, peuvent être séparés l'un de l'autre et recevoir chacun l'imprégnation d'un tube particulier ou bien encore se trouver groupés de manière à aboutir par le haut à un seul orifice. Dans ce dernier cas, il suffit d'un seul tube pour les féconder tous à

1. Cet endosperme ne correspond pas complètement à la production de même nom qui, dans l'ovule des Angiospermes, au lieu de précéder la fécondation, en est toujours la conséquence. Nous étudierons d'ailleurs cette question à propos des Proangiospermes et nous donnerons la signification exacte du phénomène.

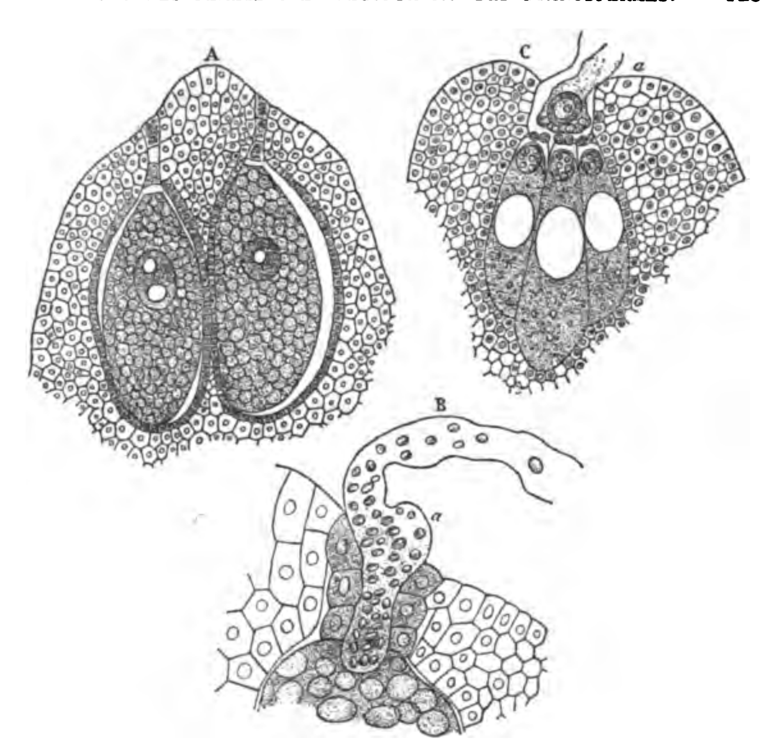


Fig. 63. — *Organes femelles et fécondation comparés des Abiétinées et des Cupressinées.* — A, coupe longitudinale à travers le sommet du sac embryonnaire du *Tsuga canadensis* (d'après Strasburger), pour montrer les corpuscules ou archégones en place et avant la fécondation, sous un grossissement d'environ cent fois. Ces corpuscules distincts, bien que déjà plus rapprochés l'un de l'autre que ceux du Ginkgo, sont pourvus, dans le centre, d'un nucléus et aboutissent, dans le haut, à un orifice formé de trois cellules superposées, qui sont dénommées *cellules du canal* et par l'intermédiaire desquelles la fécondation aura lieu. Chaque corpuscule se trouve cerné par une rangée de cellules dites de bordure et son contenu protoplasmique présente vers le centre un nucléus pourvu d'une ou deux vacuoles. — B, coupe longitudinale de la partie supérieure d'une archégone du *Picea vulgaris* Lk., considéré au moment de la fécondation, sous un grossissement d'environ deux cents fois (d'après Strasburger). On voit ici, en *a*, le tube pollinique rempli d'un protoplasma finement granuleux, parsemé de grains d'amidon, pénétrant à travers les cellules du canal, écartées jusqu'au contact de l'archégone, dont le protoplasma se trouve occupé par des cavités nucléolaires, première ébauche de la segmentation qui suivra la fécondation. — C, coupe longitudinale à travers le sommet du sac embryonnaire du *Juniperus virginiana*, au moment de la fécondation, sous un grossissement de plus de deux cents fois (d'après Strasburger). On voit sur cette coupe les corpuscules, non plus séparés, comme chez les Abiétinées et Taxinées, mais réunis et contigus, au centre de l'endosperme et au sommet du sac embryonnaire. Chaque corpuscule est surmonté par deux cellules du col, 6 en tout, contre lesquelles s'appliquera le tube pollinique, *a*, dont la base est occupée par un nucléus accompagné de plusieurs nucléoles. Chaque corpuscule présente au centre une vacuole en voie de diminution et, vers le haut, un nucléus qui, sous l'influence de la fécondation, va bientôt se segmenter pour donner naissance à l'embryon.

la fois, à la faveur de l'entonnoir qui donne accès à la réunion des corpuscules cohérents. Après la fécondation, de nouvelles cellules libres ou nucléoles se forment, puis des cloisons se prononcent et vers le bas de chaque corpuscule se montre une formation cellulaire qualifiée de « proembryon » ; mais, à ce moment du développement embryonnaire, lorsque l'embryon proprement dit commence à se différencier, le corpuscule disparaît et l'embryon s'enfonce de haut en bas dans la substance de l'endosperme. L'ébauche des cotylédons et du sommet de la tige est ainsi reportée en dehors et au-dessous de l'emplacement corpusculaire, tandis que l'extrémité radiculaire s'allonge et se rattache au col de l'organe en voie d'effacement. En définitive, un ou plusieurs embryons, selon les cas, naissent de chaque corpuscule ; mais, comme chaque ovule comprend toujours plusieurs corpuscules, il en résulte, au début au moins, la présence habituelle d'un certain nombre d'embryons, réduits, il est vrai, presque toujours à un seul, lors de la germination, par l'avortement ou l'atrophie de tous les autres.

Par ce qui précède et malgré la suppression d'une foule de détails, on voit à quel degré de complexité organique la nature est venue aboutir sous l'impulsion du mouvement évolutif. Pour s'en convaincre, on n'a qu'à considérer l'étroit emboîtement de toutes les parties primitivement indépendantes, qui a fini par se réaliser, ainsi que l'accumulation sur un même point de la plupart des circonstances et des états successifs qui amenaient la fécondation chez les Cryptogames. Cette complexité est telle qu'elle ne saurait se maintenir, et nous aurons plus loin à constater, chez les Angiospermes, une simplification subséquente des éléments constitutifs de l'ovule par la disparition finale des corpuscules et de ce premier endosperme contenu dans le sac embryonnaire, qui correspond au prothalle et vers le sommet duquel les corpuscules se développent chez les Gymnospermes. Ainsi s'effaceront les vestiges « ultimes » du prothalle et des archégones, tandis que, de son côté, le grain de pollen, devenu en apparence au moins unicellulaire [1], achevera de perdre la trace

1. Nous verrons plus loin que, même chez les Angiospermes, il se montre encore, dans plusieurs cas, un essai de segmentation du contenu endosporique mâle, comme si l'une des deux cellules en voie de formation, dépourvue de membrane d'enveloppe et promptement ré-

de sa segmentation originaire, qui n'était elle-même qu'un rudiment de prothalle mâle semi-inclus, du stade des Lycopodinées.

Au moyen de cette marche et par le fait de cette transformation, dont les Progymnospermes nous ont montré les résultats en voie de réalisation, on voit apparaître et se dégager peu à peu un appareil nouveau, primitivement inconnu, la « graine ». Appareil essentiellement phanérogamique, la graine consiste dans la jeune plante, désignée sous le nom d' « embryon », qui demeure inerte et incluse, logée au sein d'une réserve de substance alimentaire destinée à favoriser son développement ultérieur. La graine se trouve protégée par un tégument résistant nommé « testa », formé de trois parties : l'une, extérieure et épidermique, est l' « épitesta »; l'autre, médiane, est le « meso- ou le sarcotesta »; la plus intérieure est l' « endotesta ». Celui-ci recouvre immédiatement l'amande, c'est-à-dire le corps tendre et nucellaire qui contient l'embryon.

La graine, ainsi organisée, conserve sa vie propre; elle ne mûrit pas rapidement, elle exige au contraire un développement graduel et comprend des parties et des tissus superposés que la macrospore ni l'embryon, sorti directement de l'archégone, n'ont jamais possédés. Attachée longtemps à la plante mère, elle en retire des sucs pour les élaborer et réaliser des formations variées, toujours dans le but de couvrir l'embryon, de le suivre dans sa chute et de préserver, durant la vie latente qu'il doit traverser, les substances nutritives qu'il utilisera plus tard. La graine des Gymnospermes a besoin, non seulement d'adhérer à des parties solides de la plante mère, mais d'obtenir de celle-ci un abri et des organes protecteurs servant à la fois de support et de recouvrement. Pour ce double objet, les feuilles fertiles seront utilisées; déviées de leurs fonctions normales, elles se plieront à une foule d'usages; elles s'étendront, se gonfleront, se durciront, se rapprocheront les unes des autres, elles constitueront ainsi un organe complexe qui sera le fruit; non pas le fruit des Angiospermes qui n'est que l'ovaire transformé, mais celui des Gymnospermes qui consiste dans la modification des supports et le groupement de ces supports sur un axe commun. Ces combinaisons ne seront pas les seules, du reste ; elles varie-

sorbée par l'autre, disparaissait devant celle-ci destinée à s'allonger en tube fécondateur.

ront à l'infini et, dans d'autres cas, c'est par l'avortement et l'amoindrissement des parties, au moyen d'axes réduits, n'ayant au lieu de feuilles que des squamules et des bractées, ramenant les bourgeons à leurs éléments les plus faibles et opérant entre eux des soudures, que l'évolution végétale saura atteindre son but aussi sûrement que dans le cas contraire. Ainsi, l'évolution

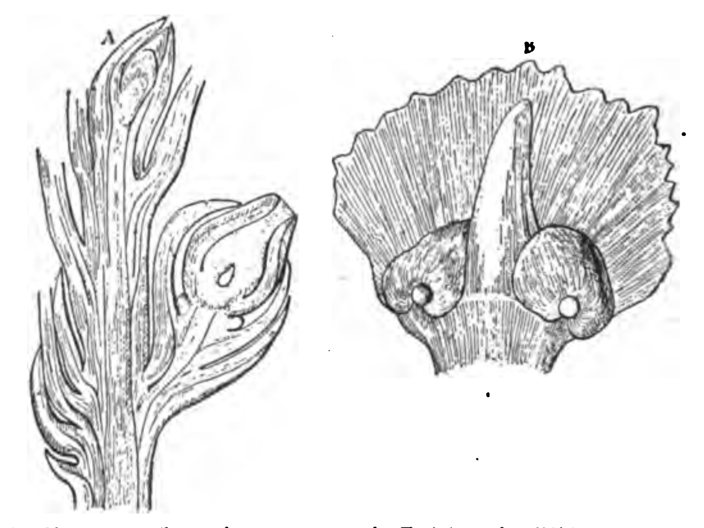


Fig. 61. — *Appareils reproducteurs comparés des Taxinées et des Abiétinées.* — A, coupe longitudinale d'un appareil femelle anormal du *Taxus baccata* en voie de développement et avant la fécondation, grossi vingt fois (d'après Strasburger). On distingue sur cette coupe un axe feuillé primaire, exceptionnellement évolué, pourvu à son extrémité supérieure d'un bourgeon terminal et ayant donné naissance sur la droite à un jet ou axe secondaire qui porte un ovule à son sommet. On voit nettement, par cet exemple, que chez les Taxinées l'ovule sort d'un bourgeon de seconde génération, à l'aisselle d'une bractée ou feuille de l'axe primaire. — B, carpophylle ou écaille ovulifère détachée d'un jeune strobile du *Pinus pumilio* immédiatement après la fécondation, grossie environ cinquante fois (d'après Strasburger). Cette figure montre la bractée ou feuille transformée de l'axe strobilaire, vue par dedans et présentant à sa base le jet axillaire avorté qui supporte deux ovules collatéraux récemment fécondés. Ici, la bractée extérieure ne prendra qu'un faible accroissement, tandis que le support ovulifère, obéissant à un mouvement continu d'accrescence, deviendra l'écaille du cône adulte.

tantôt fera d'une feuille une écaille solide propre à entrer dans la composition d'un organe résistant et presque inattaquable, comme le sont les strobiles des Cycadées et des Pins, et tantôt elle réalisera la drupe succulente des *Podocarpus* et des *Salisburia*, la nucule à cupule déliquescente des Ifs et la baie des Genevriers. Mais, par des procédés très divers, elle tend au même

résultat; l'évolution agit efficacement en vue de la conservation de l'espèce, de sa propagation sûre et constante; elle varie indéfiniment les moyens, mais le but est toujours le même, c'est la préservation de l'embryon entouré de téguments protecteurs, abrité par des organes accessoires, pouvant attendre avec sécurité l'heure propice à son futur développement.

Si nous ne considérons que la situation de l'ovule, nu ou protégé, nous pouvons dire que toutes les Phanérogames sont encore ou ont été à un moment donné des Gymnospermes, c'est-à-dire que les plantes mêmes que l'on nomme « Angiospermes », parce que leurs ovules sont recouverts d'un tégument protecteur entièrement clos qui devient le fruit après la fécondation, ces plantes ont dû nécessairement traverser une sorte de stade gymnospermique. Il est facile de le prouver en démontrant que le tégument de l'ovaire résulte du repli d'une feuille ou d'une réunion de feuilles repliées et soudées par les bords. Dès lors, cette structure implique un état antérieur dans lequel les carpelles ou feuilles servant de support aux ovules n'étaient encore ni repliées ni soudées entre eux. Les ovules étaient par cela même à découvert, absolument comme le sont ceux des Gymnospermes. Il y aurait donc lieu d'étudier ici deux états particuliers et distincts : celui qui constitue sous nos yeux la gymnospermie, comprenant des végétaux qui, parvenus à ce stade, s'y sont arrêtés à tout jamais par suite de l'avortement complet du limbe de la feuille carpellaire, et celui qui a jadis caractérisé les Angiospermes avant la formation de l'ovaire et le repli de la feuille carpellaire. Mais comme l'état prototypique de ces derniers végétaux ne saurait être connu autrement que par conjecture et qu'aucun exemple tiré de la nature actuelle (sauf celui que les Gnétacées nous offriront) ne nous donne la facilité de le reconstituer directement, nous laisserons entièrement de côté les Angiospermes, nous réservant de les étudier à ce point de vue au moment où nous aborderons le stade qui les concerne. Nous examinerons alors avec soin tout ce qui peut faire saisir les termes successifs de la transformation de cette classe de végétaux, et peut-être parviendrons-nous à définir les passages qu'ils ont dû traverser avant de se montrer tels qu'ils sont actuellement. Cette étude que rien ne scindera n'en sera que plus intéressante. L'exposition raisonnée qui va suivre aura donc

uniquement pour objet un groupe de plantes qui, parvenu à la Gymnospermie, à un moment donné des époques primitives, n'a jamais dépassé ce stade, tout en obtenant des caractères précis et une longévité qui lui ont permis d'arriver jusqu'à nous, avec les variations secondaires dont nous aurons à tenir compte.

Les Gymnospermes propres se partagent d'elles-mêmes en plusieurs séries juxtaposées, chacune ayant ses caractères et son histoire. — Sous le nom d' « Aciculariées » (en allemand *Nadelhölzer*), nous réunissons les deux groupes des Taxinées et des Conifères. Celles-ci représentent la plus haute expression et la combinaison structurale la plus féconde, auxquelles les Gymnospermes aient pu donner lieu. Il ne s'agit donc pas ici de considérer une famille pauvre, constituée sur un plan organique peu extensible, comme celle des Cycadées; les végétaux dont nous allons tracer l'histoire n'ont de commun avec les premières que d'offrir la même structure dans le grain de pollen et dans l'ovule : c'est, il est vrai, à l'aide du même fonctionnement des organes mâle et femelle que s'opère leur fécondation respective; et, enfin, dans les Aciculariées aussi bien que dans les Cycadées, le bois se trouve composé des mêmes éléments exclusivement fibreux, les vrais vaisseaux ne se montrant que vers le pourtour de l'étui médullaire. En dehors de ces points de contact, tout le reste diffère et les différences portent encore sur les allures et les procédés d'évolution de l'ensemble des séries partielles, que nous englobons sous la dénomination d' « Aciculariées ». Nul doute que cet ensemble dont les types les plus transformés, par conséquent les plus éloignés de la simplicité primitive, terminent les dernières ramifications, n'ait eu une souche mère d'où les diverses branches auront successivement divergé, les unes pour se maintenir sans beaucoup d'altération, les autres pour se modifier de nouveau et se ramifier encore. Il existe donc parmi les Aciculariées des séries plus rapprochées que d'autres par leurs traits distinctifs de cette souche d'où toutes sont également sorties; mais ce sont des rameaux émergés de bonne heure et qui, grâce à une fixité précoce, grâce aussi à l'observation des vestiges fossiles, nous retracent l'aspect des plus anciennes Aciculariées, ou nous laissent du moins entrevoir ce qu'elles ont été. La considération de ces formes prototypiques, vivantes ou fossiles, nous donne même la possibilité de saisir leur affinité plus ou moins

étroite avec quelques-uns des groupes du stade précédent, comme les Poroxylées, les Dolérophyllées et les Cordaïtées. La parenté assurément fort lointaine, mais cependant pro-

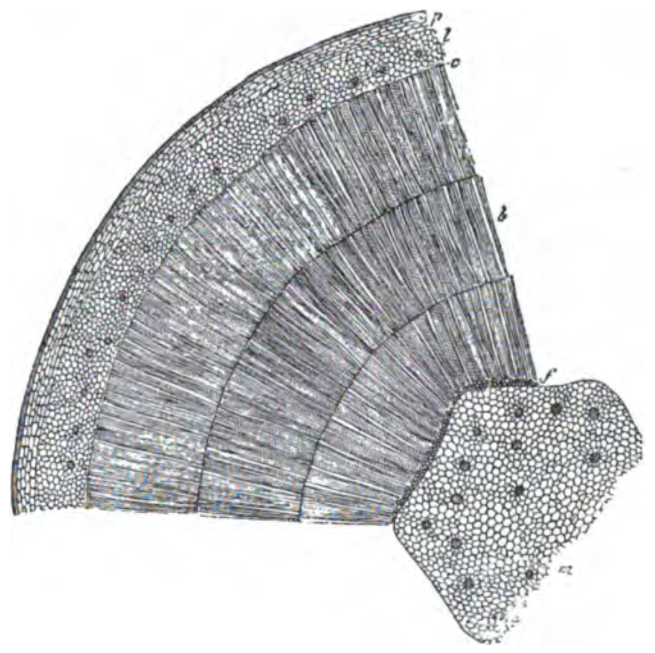


Fig. 65. — *Plan caulinaire d'une Aciculariée.* — Coupe transversale d'un jeune rameau de Ginkgo, sous un grossissement d'environ dix fois. Cette coupe montre, en *m*, la moelle centrale parsemée de nombreux canaux sécréteurs de la résine; en *f*, sur le pourtour de l'étui médullaire, la région des vaisseaux rayés et spiralés; en *b*, la région du bois, formée de trois anneaux ou zones concentriques de fibres ligneuses, disposées en séries rayonnantes, séparées par des rayons médullaires à une seule rangée de cellules superposées; en *c*, se trouve la couche cambienne ou reproductrice permanente, d'où sort annuellement une nouvelle et double zone de bois, repoussée à l'intérieur, et de liber repoussée au dehors; *l* représente la région libérienne, parsemée, comme la moelle, de canaux sécréteurs et *p* la zone du liber secondaire où naîtront les cellules productrices du liège ou *subérigènes*, et enfin l'enveloppe épidermique et sous-épidermique ou hypoderme. — Ce même plan, avec des variations secondaires, est celui qui se retrouve dans toutes les tiges des Aciculariées et qui est commun à celles-ci et aux Dicotylées, sauf la présence d'éléments plus variés dans la région ligneuse de ces dernières.

bable, de ces tribus de végétaux avec notre Ginkgo et les Salisburiées en général, nous dévoile une partie au moins des termes successifs que les Aciculariées ont dû franchir dans le cours de leur évolution. Nous remonterons ainsi par l'intermédiaire

des Salisburiées à la souche d'où cette tribu a dû se détacher comme un premier rameau, antérieurement à la naissance des autres branches, et de façon à en reproduire plus fidèlement les traits originaires. Cette souche même a dû plus tard se diviser en deux branches inégales, peut-être même en plusieurs, et tandis que l'une de ces branches donnait naissance à la combinaison organique dont les Conifères sont devenues l'expression, l'autre demeurée plus conforme à l'état primitif des Aciculariées, obéissant à une autre impulsion et produisant des différenciations relatives moins prononcées, aboutissait aux Taxinées. Telle est, selon nous, là donnée générale, celle dont il faut maintenant justifier la raison d'être et analyser les éléments.

Quels sont les caractères communs à l'ensemble des Aciculariées, par conséquent ceux que les formes primitives du groupe ont dû posséder et transmettre ensuite à tous leurs descendants? — Le premier est d'avoir, au lieu d'une tige simple et courte, comme celle des Cycadées, ou rapidement évoluée et imparfaitement exogène, comme celles des Cordaïtées, une tige à ramifications multiples, le plus souvent verticillées et horizontalement étalées autour d'un axe vertical nommé flèche. Mais cette disposition si favorable aux combinaisons les plus variées est sans doute une conséquence de la structure intérieure. Celle-ci est remarquable par la présence d'une zone génératrice ou anneau de cambium permanent et continu, à la périphérie de la région fibro-ligneuse, au contact de cette région et de la région libérienne. Grâce à cette couche périodiquement active, les deux régions demeurent distinctes à toutes les époques de leur formation, n'ayant entre elles rien de commun que leur contiguïté sur une ligne circulaire, le long de laquelle l'activité cambienne se manifeste d'année en année par le dédoublement constant d'une nouvelle zone, ligneuse en dedans, libérienne au dehors. C'est pour la première fois que nous rencontrons ce mode d'accroissement caulinaire qui est le même chez les Aciculariées que chez les Dicotylées. Identique dans les deux classes par son fonctionnement, il diffère seulement par la nature des éléments histologiques auxquels il donne naissance; mais les traits différentiels acquièrent ici une véritable importance.

De même que dans les Cycadées, les vaisseaux ponctués, rayés et spiralés se montrent seulement sur le pourtour de l'étui

médullaire, toujours beaucoup plus étroit que dans les types antérieurs. La région ligneuse, formée de zones concentriques sans mélange de liber intercalé, comprend exclusivement des

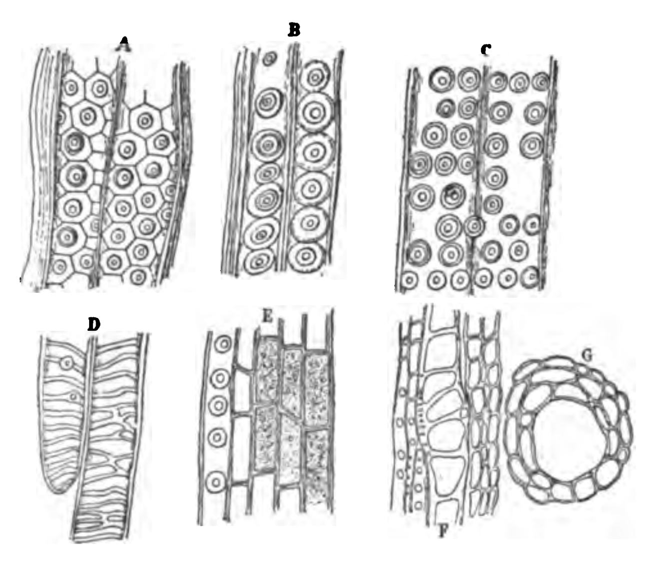


Fig. 66. — *Fibres ponctuées caractéristiques et détails de structure anatomique des Aciculariées.* — A, fibres ligneuses à ponctuations aréolées, disposées en compartiments hexagonaux contigus, des Araucariées (*Araucaria imbricata* Pav.), 300/1. — B, fibres ligneuses à ponctuations aréolées en séries longitudinales de l'*Arthrotaxis cupressoides* Don, 150/1. — C, fibres ligneuses à ponctuations aréolées, disposées en séries transversales du *Taxodium distichum*. Cette disposition se retrouve chez beaucoup d'Abiétinées, 300/1. — D, fibres ligneuses striées avec bandelettes ou anneaux transverses d'accroissement du *Cephalotaxus Fortunei* Hook. Ces stries diversement configurées se retrouvent chez la plupart des Taxinées, associées aux ponctuations aréolées. — E, exemple de parenchyme ligneux ou amas de cellules cloisonnées en travers, associées parfois aux fibres ligneuses ponctuées dans le bois des Aciculariées, plus spécialement chez les Abiétinées; coupe longitudinale tangentielle de la région ligneuse du *Pinus excelsa* Wall., 200/0. Cet élément de différenciation, très répandu dans le bois des Dicotylées, ne tient qu'une place des plus restreintes dans celui des Gymnospermes. — F, coupe longitudinale d'un canal séc éteur de la résine, observé dans la région ligneuse du même pin, même grossissement. — G, coupe transversale d'un autre canal résineux de la même espèce, montrant la lacune centrale entourée de cellules de bordure à parois amincies, destinés à la sécrétion de la résine.

fibres ou trachéides, le plus souvent ponctués ou spiralo-ponctués plus larges dans la partie ancienne que dans la partie récente et extérieure de chaque zone successive, ce qui permet ordinairement de les distinguer l'une de l'autre. Non seulement le bois des Aciculariées se compose uniformément de fibres ponctuées, disposées en séries rayonnantes et traversées par de nombreux rayons

médullaires (ceux-ci réduits presque toujours à une seule rangée de cellules accolées), mais ce bois dépourvu de vaisseaux véritables ne contient qu'une proportion insignifiante de parenchyme ligneux ou cellules cloisonnées en travers. Absent dans une foule de cas, cet élément se rencontre pourtant dans certains bois de Conifères à croissance relativement rapide, comme celui des Taxodiées et de plusieurs Abiétinées; il est peut-être l'indice d'un état antérieur pendant lequel le bois des Aciculariées, plus différencié qu'il ne l'a été plus tard, aurait compris un mélange de parenchyme et de prosenchyme, en se rapprochant davantage du type ligneux cycadéen et en même temps de celui des Dicotylées qui présente du parenchyme ligneux plus constamment et plus abondamment. Mais de quelque façon que l'on envisage le type caulinaire des Aciculariées, c'est surtout dans la permanence d'une zone cambienne continue que consiste chez lui le progrès. Ce progrès entraîne l'accroissement régulier de la tige. C'est là une particularité que les Aciculariées et les Dicotylées possèdent seules et qui assure à leur stipe un mode de développement supérieur à celui qui existe chez tous les autres végétaux, en rapport parfait avec le retour des saisons, étroitement adapté par conséquent à l'ordre successif de celles-ci. Pourtant cette supériorité est par elle-même toute relative. Les végétaux « diploxylés » les plus puissants des temps paléozoïques, entre autres les Cordaïtées, étaient dépourvus de zone ligneuse d'accroissement, continue et permanente; cette absence était sans doute en rapport avec le manque de saisons à retour périodique, et la particularité de structure, qui a donné plus tard un si grand avantage aux Aciculariées sur les autres Gymnospermes, a très bien pu n'être que des plus insignifiantes à l'origine. D'autre part, au moment où elle est devenue utile aux végétaux qui l'avaient acquise ou qui étaient en train de l'acquérir, c'est-à-dire lors du déclin de la flore carbonifère, on conçoit très bien qu'elle ait assuré la prépondérance de ces types, en les tirant de leur état antérieur d'obscurité et de subordination.

Si la région ligneuse des Aciculariées n'est pas entremêlée de liber, la région libérienne à son tour ne donne pas naissance à du bois. Les deux éléments principaux de la tige réalisent une séparation absolue. C'est encore un nouvel exemple d'une division du travail organique et par conséquent d'une différenciation

adaptive qui répond à une véritable supériorité. Le liber des Aciculariées, plus complexe que celui des Cycadées, se compose de trois éléments : les fibres libériennes, le parenchyme libérien, les cellules grillagées, qui tantôt se développent simultanément, tantôt s'associent dans des proportions inégales ou s'éliminent de façon à faire prédominer l'un des éléments par l'exclusion finale de deux autres. Entre le liber et l'épiderme se place l'hypoderme, région où réside l'activité corticale, mouvement qui détermine le déchirement de l'écorce par la production de lamelles subéreuses rejetées successivement à l'extérieur. Telle est l'économie du plan caulinaire des Aciculariées. Ces plantes se distinguent encore par leurs feuilles simples, le plus souvent étroites, généralement assises sur des coussinets plus ou moins décurrents, pourvues de nervures longitudinales, solitaires ou multiples et parallèles entre elles, simples ou ramifiées-dichotomes, mais non anastomosées, ni reliées entre elles par des nervilles intercalées.

Les organes de l'un et l'autre sexe des Aciculariées (loges polliniques ou microsporanges, — ovules ou macrosporanges), sont toujours distribués sur des axes ou inflorescences séparés [1], et ces organes se rattachent soit à des feuilles, soit à des axes feuillés plus ou moins transformés, dont ils tiennent la place ou dont ils occupent une des faces. Mais il faut immédiatement établir que les choses ne sont pas égales, toute proportion gardée, dans les deux sexes comparés entre eux. — En effet, les organes mâles ou

1. C'est par ce caractère, nous le verrons plus loin, que les Aciculariées s'écartent surtout des Angiospermes, chez lesquelles les organes mâles et femelles ont dû être réunis, originairement du moins, sur le même appareil, où chacun d'eux occupait une position déterminée, les appendices sexués femelles étant superposés aux mâles. Mais de même que l'avortement a pu éliminer de bonne heure l'un des sexes de l'appareil floral, normalement hermaphrodite, des Angiospermes, de même l'on peut concevoir, chez les Aciculariées, l'existence d'appareils androgynes à un moment donné de leur évolution antérieure. Le fait s'est quelquefois reproduit par anomalie monstrueuse chez les Abiétinées; mais il est facile de reconnaître par ces exemples mêmes que, sur ces axes exceptionnellement androgynes, les organes mâles sont fixés sur le dos des feuilles bractéales, tandis que les organes femelles se trouvent disposés à l'aisselle de ces mêmes bractées. Ainsi, même dans un cas semblable, les deux sexes ne se correspondent pas; ils appartiennent à deux ordres différents de génération et le fait démontre que cette non-coïncidence se rattache à quelque circonstance d'organisation très ancienne, sinon tout à fait primordiale.

microsporanges se trouvent toujours directement insérés, soit sur le dos et vers la base, soit par-dessous, soit enfin au sommet des feuilles transformées en androphylles qui garnissent ou surmontent l'axe de l'appareil sexué, que cet axe d'ailleurs soit simple ou qu'il soit dédoublé, ou même plusieurs fois divisé en axes partiels fasciculés. Les organes femelles, ovules ou macrosporanges, n'offrent pas la même disposition; ils appartiennent presque toujours à une génération plus avancée d'un degré que celle d'où les organes mâles tirent leur origine. Ils sont attachés à des supports représentant des résidus de bourgeons avortés et transformés, prenant naissance à l'aisselle de feuilles bractéales du même ordre que celles qui constituent les androphylles. — Le cône ou strobile femelle des Conifères, aussi bien que l'inflorescence en forme de jet avorté sur laquelle se développent isolément les uns des autres les ovules des Taxinées, présentent respectivement une complexité organique supérieure à celle de l'appareil mâle de ces mêmes plantes. Il n'existe à cette règle qu'une seule exception apparente; elle nous est offerte par le *Salisburia* ou Ginkgo qui correspond en réalité à l'organisation la plus primitive, par cela même la plus simple, dont les Aciculariées vivantes nous aient gardé l'exemple. Ici, cependant, les appareils mâle et femelle sont loin de se ressembler entre eux, et, comme nous le verrons bientôt, le premier est constitué par un axe sur lequel sont implantés les androphylles, le second consiste uniquement en supports ovulaires ou carpophylles isolés, groupés en rosette vers le centre d'un fascicule de feuilles normales. L'axe de l'inflorescence femelle paraît avoir disparu. On voit en même temps que les deux appareils sont loin d'avoir une signification identique, et que leur indépendance mutuelle demeure vraie pour l'ensemble des Aciculariées.

Toutes les Aciculariées se ressemblent encore par l'appareil cotylédonaire, comprenant au moins deux feuilles séminales opposées, parfois un peu inégales, comme chez les Salisburiées. Les Cupressinées en ont depuis 2 jusqu'à 3-9. Les Araucariées en possèdent de 2 à 4 et leur nombre peut s'élever jusqu'à 12 et 15 chez les Abiétinées, toujours disposées en un seul verticille. Cette disposition, en membres verticillés, des cotylédons semble dénoter une ordonnance semblable des segments foliaires du type ancestral des Aciculariées, que l'on serait tenté de

rapprocher à ce point de vue des *Bornia* paléozoïques et des Astérophyllites phanérogamiques, de M. Grand'Eury. Il s'agit

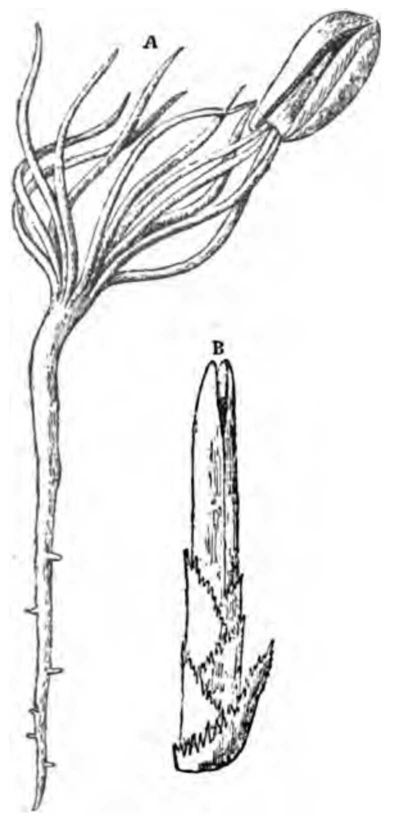


Fig. 67. — *Appareil polycotylédoné de l'embryon et structure comparée des feuilles chez les Pins.* — A, plantule de *Pinus pinea* L. observée vers la fin de la germination, après l'épuisement de l'endosperme (d'après Sachs). On voit les cotylédons ou feuilles primordiales au nombre de 12, verticillés et devenus aériens, encore partiellement engagés au fond de la graine qui leur sert de coiffe, tandis que la racine principale se dirige verticalement dans la direction opposée et montre déjà des radicules secondaires. — B, feuilles jeunes de *Pinus sylvestris* L., formées de deux aiguilles invaginées à la base. Cette figure est destinée à faire voir que les organes foliaires des Pins sont constitués en réalité par des bourgeons axillaires modifiés, dont le jet se réduit à 2-3-5 aiguilles assimilées à des phyllodes par la plupart des auteurs. La figure B est notablement grossie.

effectivement de plantes pourvues de tiges articulées, à segments appendiculaires réunis en anneaux rayonnants sur chacun des articles de la tige. Malheureusement, nous l'avons vu plus haut,

les organes reproducteurs de cette catégorie de plantes demeurent encore problématiques; ce que l'on en sait est pourtant de nature à confirmer nos conjectures relatives à leur affinité génétique présumée, telle que nous l'indiquons ici.

Essayons maintenant de remonter jusqu'à la souche mère des Aciculariées et de préciser les caractères distinctifs de cette souche vers le point d'émergence d'où les diverses séries qu'elle a produites sont successivement sorties, en s'écartant les unes des autres à l'aide d'une différenciation graduelle. L'observation des Salisburiées va nous fournir les éléments de cette étude.

Évolution particulière des Salisburiées et définition de la souche prototypique d'où les Aciculariées sont issues.

Un genre monotype, entièrement isolé au sein de la nature actuelle, nous donnera la possibilité de remonter jusqu'à la souche primitive d'où relèvent les Aciculariées. En suivant les traces de ce genre curieux, encore éparses au milieu des anciens terrains, nous retrouverons d'abord la tribu depuis longtemps appauvrie à laquelle se rattache le type du Ginkgo et nous discernerons les caractères principaux, demeurés intacts dans ce groupe, que les Aciculariées devaient présenter immédiatement avant de se scinder en plusieurs branches, partagées ensuite en rameaux secondaires, eux-même subdivisés en genres et en sous-genres, les uns éteints, les autres vivants et encore robustes, d'autres enfin se maintenant à peine, suivant le degré d'adaptation plus ou moins rigoureuse et la mesure inégale de plasticité inhérents à chacun d'eux et d'après la nature favorable ou contraire des conditions extérieures qu'ils ont dû subir.

Les *Salisburia* ou *Ginkgo* ne comprennent actuellement que le seul *Salisburia adiantifolia* Sm. (*Ginkgo biloba* Kæmpf.), originaire de la Chine septentrionale et du Japon où il est cultivé autour des temples, sans que l'on ait pu indiquer encore d'une façon précise les points où il est réellement spontané.

Le Ginkgo, remarquons-le, est un arbre à feuilles caduques, auquel le climat de l'Europe méridionale est cependant nécessaire pour qu'il acquière tout son développement et qu'il produise des graines fécondes. Les particularités organiques de ce type se rangent sous trois chefs comprenant : les organes

foliaires, les organes reproducteurs, enfin certains traits de structure anatomique. Le limbe des feuilles est plus largement



Fig. 68. — *Feuilles et organes mâles du Ginkgo*. — A, ramule latéral et florifère montrant un chaton mâle au moment de l'émission du pollen, entouré de feuilles jeunes en voie de développement. On distingue, à la base du chaton, deux bractées bilobées qui représentent des feuilles avortées. — B, deux androphylles détachés et formés d'un support terminé par deux ou trois loges pendantes du sommet et vues par leur face dorsale. — C, autre androphylle dont le pédicelle est surmonté de trois loges; l'une est vue de dos, les autres sont ouvertes et montrent le mode de déhiscence, à l'aide d'une fente longitudinale, de la face inférieure. — D, grain de pollen ou microspore fortement grossi, montrant, sous l'exine, un corps intérieur tricellulaire. — E, feuille de Ginkgo, diminuée d'un tiers, constituant une variété à limbe atténué en coin inférieurement et profondément bipartite.

développé que dans aucun autre type d'Aciculariées, même en tenant compte des Dammarées [1]. Il est conformé en coin obtus

1. Le *Dammara robusta* Ch. Moore est celui dont les feuilles sont les plus larges; elles mesurent un diamètre transversal de 4 1/2 centim. sur 12 centimètres de long.

et retréci inférieurement en un mince et long pétiole; supérieurement, le limbe s'étale en un « flabellum » tantôt entier et seulement frangé le long des bords, tantôt divisé en deux segments plus ou moins profonds, susceptibles eux-mêmes de se scinder de nouveau, toujours par un mouvement dichotome. Le pétiole renferme deux faisceaux fibro-vasculaires qui s'étalent en donnant lieu à travers le limbe à des veines flabellées-dichotomes, dont les dernières ramifications aboutissent aux sinuosités de la marge. Dans l'intervalle des nervures, le mésophylle se compose d'un tissu lacuneux formé de cellules allongées en bandelettes transversales réunies entre elles par des anastomoses; la ressemblance de ce tissu avec celui des parties correspondantes des Cycadées est réellement étroite et cette ressemblance reporte l'esprit vers le même parenchyme interfasciculaire des feuilles de Cordaïtées, bien que chez ces dernières les bandelettes cellulaires soient plus minces et qu'elles constituent un double chaînon séparé l'un de l'autre par des espaces entièrement vides. Les appareils sexués du Ginkgo sont disposés sur les pousses latérales raccourcies qui donnent naissance chaque année à une rosette de feuilles, sortie d'un bourgeon écailleux. — L'organe mâle est un chaton visiblement axillaire, puisqu'il paraît à l'aisselle des jeunes feuilles extérieures, et qu'il est accompagné à sa base de « prophylles » ou écailles gemmaires représentant des feuilles avortées. L'axe relativement grêle de ce chaton supporte des androphylles, dont les logettes à pollen, au nombre de 2 à 3, pendent du sommet d'un court pédicelle. Ces loges sont terminales et verticillées comme chez les Taxées (*Taxus*, *Torreya*, *Cephalotaxus*), mais leur disposition est loin d'être sans analogie avec celle des organes correspondants des Cordaïtées dont les androphylles sont formés de 5 à 6 logettes érigées, fasciculées au sommet des pédicelles.

L'appareil femelle consiste en une réunion de feuilles modifiées, réduites à leur pétiole, occupant le centre d'une rosette de feuilles normales. Chaque carpophylle représente, selon M. Van-Tieghem, la première et unique feuille d'un ramule axillaire avorté, et chaque support pédonculaire présente à son sommet deux ovules qui tiennent visiblement la place des deux segments du limbe. La graine adulte, le plus souvent unique par avorte-

ment, rappelle par sa structure intérieure celle des *Cycas* et aussi celle des Cordaïtées. Sous un mésotesta charnu, elle renferme un endotesta osseux en forme de coque bi ou tricarénée,

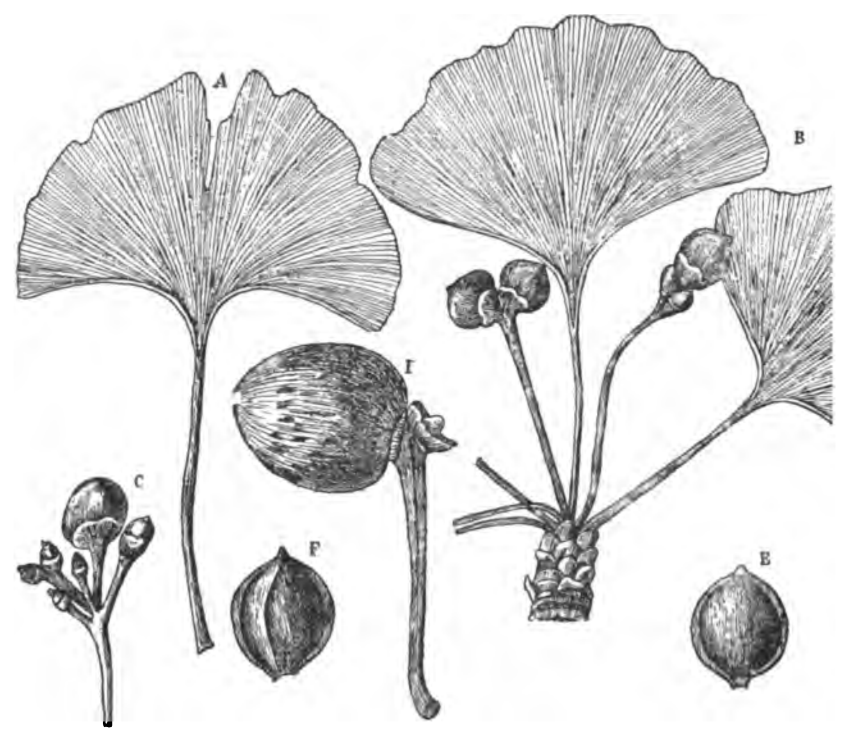


Fig. 69. — *Feuilles et organes femelles du Ginkgo.* — A, feuille normale bilobée. — B, rameau court, latéral et florifère, surmonté d'une rosette de feuilles entières et portant deux pédoncules terminés, l'un par deux, l'autre par trois ovules récemment fécondés. — C, sommité d'un autre pédoncule subdivisé en plusieurs pédicelles terminés chacun par un ou deux ovules dont un seul est destiné à se développer. — D, pédoncule supportant deux graines mûres dont l'une s'est détachée et laisse voir la cicatrice de son insertion sur le disque pédonculaire. — E et F, deux noyaux ou endotestas, montrant les graines dépouillées de leur enveloppe charnue et réduites à leur coque intérieure, tantôt trigone (F), tantôt bicarénée (E); — dimensions réduites de moitié.

dont l'amande (corps nucellaire) volumineuse contient un gros embryon, pourvu de deux cotylédons inégaux, qui ressemble plus que celui de toutes les Aciculariées à l'embryon des Cycadées.

Reportons maintenant l'attention sur la structure anatomique du Ginkgo et nous aurons à faire ressortir, parmi les éléments histologiques de la tige, la présence d'une moelle relativement

large, celle de fibres ligneuses cylindriques dont les ponctuations aréolées, distribuées sur toutes les faces des parois ressemblent à celles des Cycadées, enfin une organisation spéciale des fibres du liber, promptement cloisonnées en travers, qui permet de les assimiler au liber cloisonné qui caractérise si nettement les Cycadées. A l'exemple de ces dernières, le Ginkgo présente, dans les régions médullaire et corticale, des canaux sécréteurs, constitués par une lacune centrale généralement courte, entourée de cellules de bordure qui y déversent la résine (voir la figure 65).

Tel est le Ginkgo sous nos yeux ; si maintenant nous le recherchons au sein du passé, nous le retrouvons d'abord presque sans changement dans le terrain tertiaire. Non seulement le *Salisburia adiantoides* Ung. du miocène récent de Sinigaglia ne diffère réellement pas de notre Ginkgo, mais cette même espèce a été recueillie dans le miocène inférieur des régions polaires (Groënland), circonstance qui autorise à penser que l'espèce vivante dont nous avons signalé les feuilles caduques, à l'égal du Melèze, du *Taxodium* et du *Glyptostrobus*, types recueillis de même à l'état fossile non loin du pôle, est originaire de la zone arctique, d'où elle se serait répandue plus tard en Europe, d'une part, dans l'Asie orientale, de l'autre. A la suite de cette double émigration, opérée à une époque déjà ancienne, le Ginkgo n'aurait réussi à se maintenir que dans le nord de la Chine et au Japon. Il aurait par contre disparu de l'Europe avant la fin du tertiaire.

C'est là l'histoire particulière du Ginkgo actuel. En tant qu'espèce, il a les caractères d'une forme qui aurait pris naissance au sein des contrées polaires, dans un temps où ces contrées jouissaient encore d'un climat relativement doux. Mais il est facile de se convaincre que dans un âge plus reculé et au delà comme en deçà de la zone arctique, il a existé d'autres espèces de *Salisburia* assez variées, bien que reproduisant constamment les traits distinctifs de l'unique espèce vivante. Ces espèces possédaient très vraisemblablement des feuilles persistantes comme l'étaient celles de la plupart des végétaux antérieurs au temps tertiaire, le refroidissement du globe n'ayant fait encore à ces époques que des progrès peu sensibles, même aux alentours du pôle, où croissaient à peu près les mêmes végétaux que sur le reste du globe.

En effet, les anciens *Cyclopteris* Brngt. de la craie, de l'oolithe

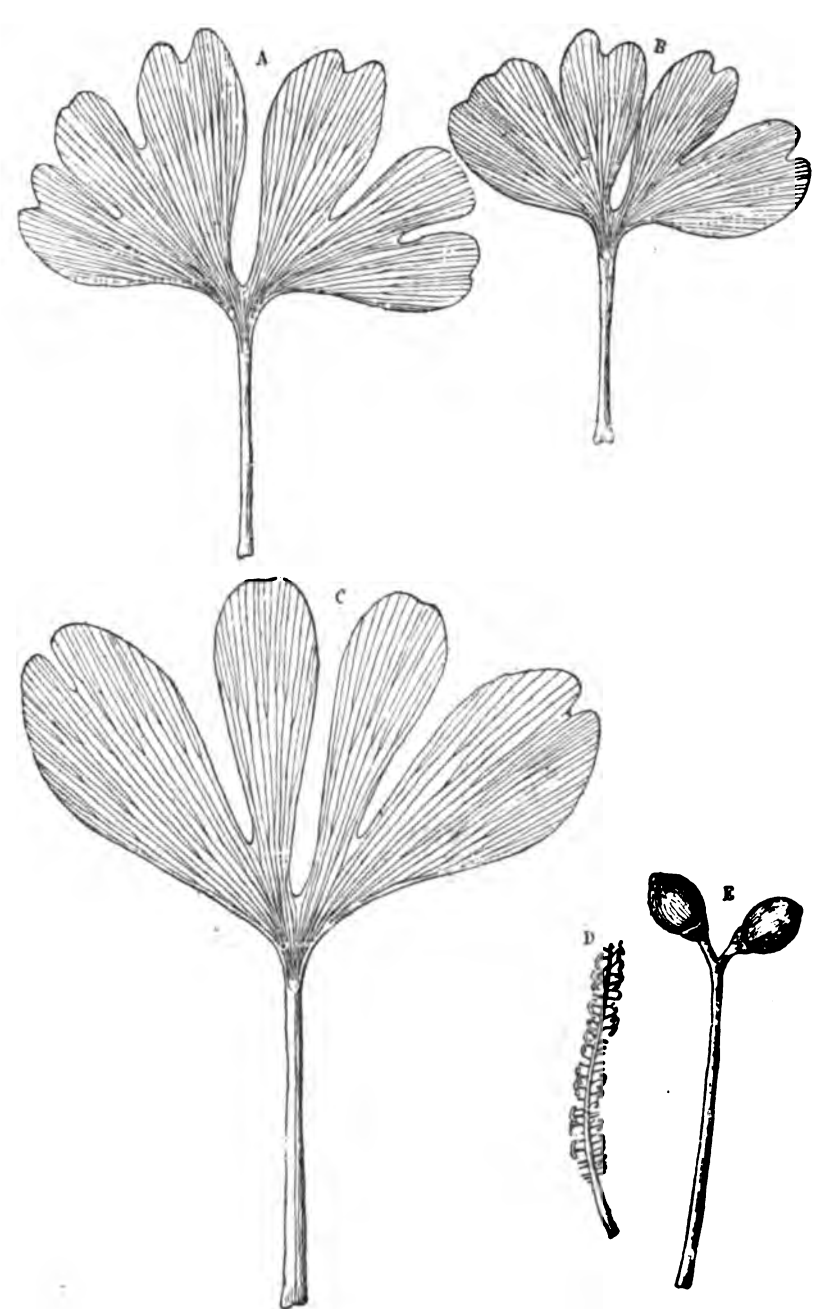


Fig. 70. — Organes caractéristiques des *Salisburia* ou *Ginkgo* jurassiques. — A et B, *Salisburia Huttoni* (Sternb.) Hr., des grès oolithiques de Scarborough dans le Yorkshire, feuilles légèrement restaurées. — C et D, *Salisburia pseudo-Huttoni* (Hr.) Sap., de l'oolithe de Kajamündung, dans la Sibérie orientale; C, feuille; D, chaton mâle. — E, appareil fructificateur de la même espèce supportant deux graines. (2/3 gr. nat.)

et de l'infralias sont réellement des *Salisburia;* M. Heer l'a démontré le premier et personne n'a depuis révoqué en doute une assimilation aussi bien justifiée. Le *Salisburia primordialis* Hr., de la craie arctique, représente le type de notre Ginkgo avec des feuilles entières et réniformes et avec des fruits ovulaires beaucoup plus petits. Les *Salisburia pluripartita* Schimp., et *arctica* Hr., au limbe profondément lacinié, s'éloignent davantage du type moderne; mais ils paraissent répéter dans la craie inférieure les *formes* antérieures de l'oolithe, parmi lesquelles on doit surtout signaler les *Salisburia Huttoni* Hr., *digitata* Hr., et *sibirica* Hr., ce dernier de l'oolithe d'Irkutsk. Les chatons mâles, les rameaux, les fruits de quelques-unes de ces espèces ont été observés et ne laissent voir que des divergences d'un

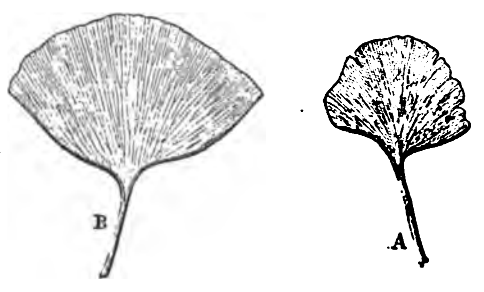


Fig. 71. — *Types arctique et antarctique de Salisburia jurassique.* — A, *Salisburia antarctica* Sap., du lias? inférieur d'Australie, feuille complète. — B, *Salisburia integriuscula* Hr., des couches jurassiques du cap Boheman au Spitzberg, feuille complète. (1/2 gr. nat.). — Ces deux exemples démontrent que, vers le milieu des temps secondaires, le genre *Salisburia* était répandu d'un pôle à l'autre, à travers les deux hémisphères.

ordre spécifique, comparés aux organes correspondants de notre unique Ginkgo. Mais à mesure que l'on pénètre, à la suite de ces espèces, au sein des temps jurassiques, on voit apparaître à côté de ces plantes plusieurs autres genres maintenant disparus et qui peuvent être rangés sans effort dans la même tribu des Salisburiées, qui comprenait alors, non seulement plusieurs espèces variées, mais aussi plusieurs types distincts. L'un de ces types est celui des *Baiera*, reconnaissable à ses feuilles coriaces, divisées par dichotomies successives en segments étroits et allongés en forme de lanières. Les appareils fructificateurs et les chatons mâles des *Baiera*, recueillis dans l'infralias, font voir que leurs androphylles présentaient 5-7 logettes polliniques,

étalées en étoile au sommet des pédicelles et que les supports pédonculaires de leurs graines se divisaient au sommet de manière à supporter depuis trois jusqu'à six ovules soutenus par autant de courts pédicelles partiels.



Fig. 72. — Organes caractéristiques des *Baiera*, type éteint de Salisburiées jurassiques. — A et B, *Baiera longifolia* Hr., du jurassique de Sibérie, feuilles complètes. — C, *Baiera gracilis* Bunb., de l'oolithe de Scarborough, feuille complète. — D, chaton mâle après l'émission du pollen. — E, un androphylle avant la déhiscence des loges. — F, le même après la déhiscence des loges disposées, au nombre de sept, au sommet d'un court support. — G, appareil fructificateur du *Baiera Münsteriana* Hr., formé d'un pédoncule supportant trois graines. (1/2 gr. nat.)

Un autre type est représenté par le genre *Trichopitys* Sap., dont les feuilles cartilagineuses et rigides se subdivisaient en segments étroitement aciculaires, pourvus, à ce qu'il semble, d'une seule nervure. L'espèce la plus ancienne est le *Trichopitys heteromorpha* Sap., du permien de Lodève, dont il existe un rameau entier remarquablement conservé. Ici, les pédoncules placés à l'aisselle des feuilles ne supportaient, selon toute apparence, qu'un seul ovule et par conséquent qu'une graine solitaire

et terminale, entourée à la base d'une cupule bipartite. On doit encore signaler, comme type d'un autre genre de Salisburiées primitives, le *Cyclopteris crenata* Brauns, de l'infralias de Seinstedt, dont la feuille cunéiforme à la base est indivise et occupée le long de la marge supérieure par des crénelures régulières. Ce même type ou un type très analogue paraît avoir été rencontré dans le carbonibère d'Amérique par M. Lesquereux qui l'a décrit sous le nom de *Wittleseya*.

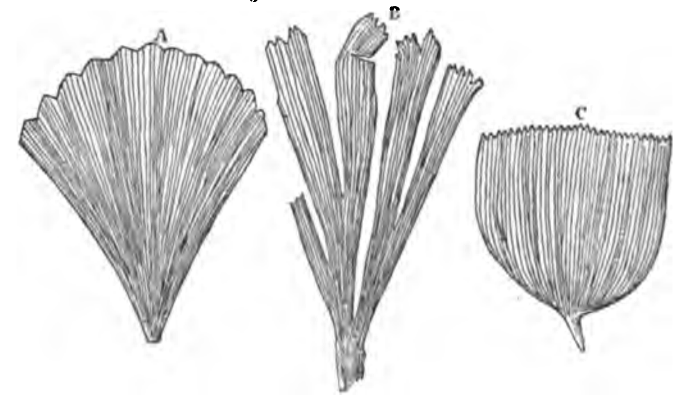


Fig. 73. — *Exemples de Salisburiées prototypiques.* — A, *Ginkgophyllum crenatum* (Brauns) Sap. et Mar., de l'infralias de Seinstedt, feuille entière, cunéiforme, crénelée le long de la marge supérieure. — B, *Ginkgophyllum Kamenskianum* Sap., du permien de l'Oural, feuille incisée pluripartite, divisée en segments étroits, crénelés au sommet. — C, *Wittleseya elegans* Newb., du carbonifère récent d'Amérique, genre éteint de Salisburiées. (1/2 gr. nat.)

Les *Dicranophyllum* carbonifères de M. Grand'Eury, de même que les *Lepidoxylon* (*Lepidoxylon anomalum*) de M. Lesquereux se rattachent, bien que de plus loin encore, aux Salisburiées. Les premiers diffèrent peu des *Trichopitys*, sinon par les coussinets saillants et décurrents sur lesquels leurs feuilles sont implantées; les seconds semblent devoir prendre place entre les *Trichopitys* et les *Baiera*. Il ne faut pas oublier non plus de signaler la ressemblance, trop étroite pour être seulement fortuite, qui rattache ces mêmes *Trichopitys* et *Dicranophyllum* aux *Bornia* et aux Calamodendrées de M. Grand'Eury; cependant avec cette différence que les organes appendiculaires de ces derniers ne sont plus épars, mais verticillés le long des articles qui coupent la tige de ces végétaux, dont la nature est cependant trop énigmatique pour que nous insistions à leur égard (voir plus haut la figure 16).

Pour ce qui est des *Salisburia* propres, leur type, tout en présentant des traits de moins en moins accentués, ne s'efface pas ou du moins ne s'efface que graduellement à mesure que l'on touche à l'époque paléozoïque. M. Grand'Eury a rapporté dernièrement de la région de l'Oural (Ielovick, près de Tchoussovskaia) une sorte de *Salisburia,* provenant du permien moyen avec *Callip-*

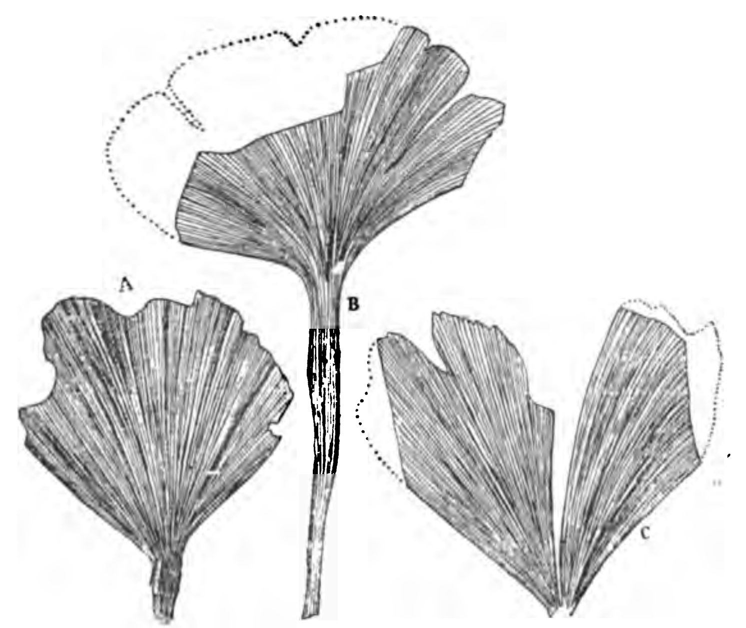


Fig. 74. — Feuilles du *Salisburia primigenia* Sap., la plus ancienne espèce du genre. Elle a été découverte par M. Grand'Eury dans le permien moyen de la région de l'Oural. — A, B et C, feuilles de consistance ferme plissées longitudinalement, 1/2 grandeur nat. — A, feuille à limbe entier avec l'origine du pétiole. — B, feuille irrégulièrement fissurée, restaurée partiellement, pourvue de son pétiole. — C, autre feuille à limbe profondément bilobé.

teris, *Walchia*, *Cordaites*, etc., espèce dont nous reproduisons ici quelques feuilles. Ces feuilles, tantôt entières ou irrégulièrement laciniées, tantôt profondément bipartites, offrent des variations de forme correspondantes à celles qui distinguent l'espèce actuelle; elles sont de plus remarquables par la largeur proportionnelle de leur pétiole qui est en même temps fort long. Au total, elles constituent un passage évident vers les *Ginkgophyllum* et particulièrement vers le *G. Grasseti* du permien supérieur de

Lodève. Celui-ci dont il existe un rameau complet montre des feuilles longuement atténuées à la base en une sorte de pétiole décurrent et scindées dans le haut en segments dichotomes. Il s'intercale sans effort entre les *Salisburia* propres et les *Baiera* dont il réunit, pour ainsi dire, les caractères. L'examen d'une autre espèce de *Ginkgophyllum* du permien rouge de Russie, dont les segments dichotomes sont distinctement crénelés (voy. fig. 73 B), conduit aux mêmes conclusions; elles se trouvent encore confirmées par l'étude de la plus ancienne forme qui ait été signalée jusqu'ici (voy. plus haut, fig. 47), comme offrant l'aspect du type des Ginkgos; nous voulons parler du *Ginkgophyllum flabellatum* Sap. et Mar. (*Psygmophyllum flabellatum* Schimp.), dont nous figurons un bel échantillon. Les feuilles de ce type curieux et réellement prototypique montrent, audessus d'une base atténuée en un coin très allongé, mais sans former pourtant un véritable pétiole, un limbe élargi supérieurement, tronqué au sommet et parcouru par des nervures déliées, flabellées-dichotomes. La marge du limbe, plutôt fissurée que régulièrement lobée, présente une suite de fines crénelures, auxquelles viennent aboutir les dernières ramifications des nervures. Cette feuille semble réunir les caractères confondus de celles des *Salisburia*, des *Baiera* et des *Wittleseya*.

Dans l'état où elles se présentent à nous, les feuilles des *Ginkgophyllum* paléozoïques sont loin de constituer un type isolé au milieu des végétaux de l'époque, comme celui de notre Ginkgo. De même que nous avons vu les *Trichopitys* et les *Dicranophyllum* se rapprocher sensiblement des *Bornia*, de même les *Ginkgophyllum* offrent des points de contact visibles avec les *Næggerathia*, d'une part; de l'autre, avec les Cordaïtées. Entre une foliole du *Næggerathia foliosa* et une feuille du *Ginkgophyllum flabellatum* la différence est si peu sensible que les deux formes ont été longtemps considérées comme congénères, en sorte que l'on pourrait avancer que les *Ginkgophyllum* représentent des *Næggerathia* à feuilles simples, ayant le limbe cunéiforme, les crénelures marginales et les nervures flabellées-dichotomes des vrais *Næggerathia*. D'autre part, non seulement les Cordaïtées offrent des feuilles élargies et tronquées au sommet, pourvues de nervures divergentes subdivisées par dichotomie, mais certaines espèces de ce groupe, destinées peut-être à former

un genre à part, dont le *Cordaites patulus* Gr. (voy. plus haut la figure 46) deviendrait le type, ont des feuilles atténuées en coin à la base, élargies graduellement et divisées, comme des feuilles de *Salisburia*, en deux segments, ceux-ci étant eux-mêmes bifides. Ces sortes de Cordaïtées ressemblent tellement à des Ginkgos qu'on serait tenté de leur en donner le nom, si l'examen attentif des moindres détails de la nervation n'obligeait de les ranger dans la même famille que les autres *Cordaites*. Enfin, il y aurait lieu de remarquer que, selon une de nos observations antérieures, les feuilles primordiales des Cycadées sont à la fois simples et fimbriées ou bilobées au sommet, ce qui leur donne une incontestable ressemblance avec celles des Salisburiées.

En résumant le tableau des affinités que manifestent les Salisburiées avec les groupes voisins que nous venons de passer en revue, si l'on veut bien faire abstraction des divergences qui résultent de l'accroissement du bois par anneaux concentriques successifs que ces groupes ne possèdent pas, on constate alors un degré de parenté plus étroit entre les Salisburiées et ces groupes (Nœggerathiées, Cycadées, Cordaïtées), que celui qui existe entre ces mêmes Salisburiées et le reste des Aciculariées. Il est pourtant légitime de rattacher les Salisburiées à celles-ci et plus particulièrement aux Taxinées; mais au total, et c'est là ce qui explique cette double tendance, ces Salisburiées nous représentent un état primitif, état exempt des complications survenues postérieurement, état commun, à un moment donné de leur évolution originaire, à l'ensemble des Aciculariées, et à partir duquel ces plantes, d'abord assez peu distantes des Cycadées et des Cordaïtées, auraient tendu à s'en éloigner dans des directions graduellement divergentes.

Nous ne voulons pas dire par là que toutes les Aciculariées aient dû nécessairement commencer par être des Ginkgos, mais dans l'intérieur du stade vers lequel nous reporte la pensée, ces plantes différaient sans doute fort peu de ce qu'ont dû être les Salisburiées paléozoïques, et notre Ginkgo actuel est certainement le seul type vivant qui puisse nous reproduire une image affaiblie, mais fidèle, de ces premières Aciculariées, antérieures par l'âge comme par la structure aux transformations organiques qui firent des unes des Taxées et des autres des Conifères.

Évolution particulière des Taxinées ou Aciculariées dialycarpées.

Comment les Aciculariées sortirent-elles de cet état primitif? Par quel procédé organique les diverses sections entre lesquelles leur ensemble s'est partagé se sont-elles successivement détachées de la souche « salisburienne »? Il nous serait certainement impossible de le dire, s'il s'agissait de prendre ces rameaux un à un et de reconstituer leur descendance, en retrouvant le point d'émergence de chacun d'eux sur la branche qui les a portés. Mais la même impossibilité ne s'oppose pas à ce que nous saisissions en gros les termes essentiels du phénomène pour en définir la marche et en apprécier les résultats. Les éléments de cette recherche nous seront fournis, d'un côté, par la nature des modifications que subirent les appareils organiques, modifications dont ils conservent fidèlement la trace et, de l'autre, par l'ordre d'apparition des diverses tribus ou groupes secondaires et par le rôle assigné autrefois à chacun d'eux dans les terrains qui en ont conservé des vestiges.

Dès l'origine et avant de s'élever au-dessus du stade salisburien, les Aciculariées possédaient un type caulinaire à régions ligneuse et libérienne distinctes, doué de la précieuse faculté de s'accroître par zones annuelles concentriques. Leurs feuilles consistaient alors en lamelles planes atténuées vers la base, plus ou moins dilatées supérieurement en un limbe multinervié, à nervures courant parallèlement entre elles, ramifiées par dichotomie, tantôt libres, tantôt repliées le long des bords, convergeant au sommet et aboutisssant à une marge cartilagineuse. Leurs androphylles et leurs carpophylles se trouvaient séparés sur des inflorescences distinctes, les premiers groupés en chatons ou terminant des axes fasciculés; les seconds appartenant à des jets ou pousses réduites, axillaires par rapport aux feuilles ou bractées de l'inflorescence femelle.

C'est là le point de départ de toutes les combinaisons qui suivirent; elles eurent pour résultat de modifier principalement les feuilles, d'une part; et, de l'autre, les appareils sexuels, mais plus particulièrement l'appareil fructificateur. — Pour ce qui est des feuilles, les modifications successives eurent pour effet de

rétrécir le limbe, de diminuer par cela même le nombre des nervures, de les souder entre elles en les rapprochant, de manière à faire naître une médiane. Les variations morphologiques des feuilles furent innombrables, à un moment donné, et ce qui semble démontrer que ces modifications dépendirent d'une foule de causes et d'actions spéciales, c'est que dans l'intérieur de certains genres, comme les *Araucaria* et les *Dacrydium,* toutes les formes de feuilles, depuis les plus rigides et les plus étroites jusqu'aux plus larges, se rencontrent selon les espèces que l'on considère. Une autre circonstance fait voir en même temps que la réduction du limbe et la diminution du nombre des nervures ont dû résulter d'un mouvement graduellement accompli; elle résulte du fait que les genres actuels les plus rapprochés des types primordiaux, comme les *Araucaria* et *Dammara*, sont en même temps ceux chez lesquels on observe les formes de feuilles les plus larges et les nervures les plus nombreuses.

En ce qui concerne la transformation de l'appareil fructificateur des Aciculariées, deux tendances se manifestèrent de très bonne heure. — Chez les Aciculariées qui obéirent à l'une de ces tendances et qui sont généralement comprises sous la dénomination commune, mais en grande partie artificielle de « Taxinées », l'appareil femelle, en dépit de la variété des combinaisons de structure auxquelles il s'est prêté, n'a jamais donné naissance à cette agrégation d'écailles accrescentes et coriaces, destinées à recouvrir les graines mûres, à laquelle la désignation de « strobile » ou de « cône » a été appliquée et d'où les Conifères tirent leur nom. Mais la diversité même des combinaisons organiques, dont cette première catégorie d'Aciculariées a donné l'exemple, s'oppose à ce que l'on considère les séries particulières qu'elle renferme comme correspondant à autant de rameaux dérivés tous ensemble et au même titre d'une branche commune. L'absence de cônes, chez les Taxinées, constitue en réalité un caractère purement négatif; il suffit bien pour motiver une distinction de classement entre les plantes qui le présentent et les Conifères vraies; mais, par lui-même, il n'implique chez les types dépourvus de strobile aucun indice de parenté immédiate, aucune présomption de filiation réciproque.

Il n'est pas illogique de l'avancer : les Aciculariées connues sous la dénomination de Taxinées se rattachent à une tige dis-

tincte bien que voisine de celle dont les Conifères sont issues. Pour mieux dire, ces deux tiges sœurs, quelle que soit la souche ancestrale dont elles procèdent originairement, étaient déjà séparées, lorsque les Conifères accentuèrent les traits décisifs que nous aurons bientôt à constater. Mais la souche ancestrale ou l'ensemble des souches d'où sortirent les Taxinées ont pu se subdiviser en divers temps et de plusieurs façons. Moins évoluée et moins complexe, en même temps moins féconde, cette souche a pu produire des rejetons secondaires, soit dans un âge antérieur à l'existence des Aciculariées à strobile, soit parallèlement à celles-ci, alors que les Conifères, déjà constituées, tendaient à se multiplier et à s'étendre. De même que, chez les Conifères, on vit se manifester toutes les combinaisons dont le cône était susceptible ; de même aussi, le groupe des Taxinées produisit d'autres combinaisons de structure, compatibles avec les éléments du plan organique qui lui était propre. Parmi ces combinaisons primitives, plusieurs ont dû être éphémères et disparaître au bout d'un certain temps ; d'autres plus durables ou mieux favorisées par les circonstances sont arrivées jusqu'à nous ; mais comment ne pas admettre que, dans le nombre de ces dernières, il n'y en ait pas qui soient de nature à reproduire quelques-uns au moins des stades successifs que traversèrent les Aciculariées primitives, avant la transformation d'une partie d'entre elles en Conifères. Ces types se trouveraient ainsi être restés plus ou moins conformes à un état antérieur, qui aurait caractérisé à un moment donné l'ensemble des Aciculariées. Pourtant ces mêmes Aciculariées « dialycarpées [1], » comme les a nommées un de nous, tout en s'écartant moins que les « syncarpées » ou Conifères vraies de l'état originaire, ont éprouvé respectivement des modifications organiques plus ou moins profondes, dont l'appareil reproducteur de la plupart d'entre elles porte la trace évidente.

D'une façon générale, on peut dire qu'au lieu de s'hypertrophier, comme chez les Conifères, l'axe de l'inflorescence des Dialycarpées s'est appauvri, ou bien encore qu'il s'est réduit de manière à ne plus obtenir qu'une faible extension. De cette façon

1. C'est-à-dire ayant des organes reproducteurs femelles non groupés sur un axe commun conformé en strobile.

l'appareil femelle n'a correspondu à la fin qu'à une portion restreinte du rameau sexué et n'a plus présenté qu'un nombre limité d'ovules et de bractées ou feuilles susceptibles d'être influencées par le voisinage des supports ovulaires, axillaires relativement à ces bractées. Nous verrons bientôt que le strobile au contraire résulte de la transformation d'un rameau entier ou de la partie notable d'un rameau, dont les feuilles converties en écailles protègent les bourgeons avortés qui servent de sup-



Fig. 75. *Organes fructificateurs des Taxinées.* — A, appareil femelle d'un *Cephalotaxus* au moment de la fécondation. Cette figure est destinée à faire voir que l'appareil fructificateur des Taxinées peut posséder les éléments constitutifs du strobile des Conifères. Ici, de nombreuses bractées, disposées autour d'un axe, supportent chacune à leur aisselle deux ovules surmontés de leur exostome. Seulement ces bractées avortent, au lieu de se transformer en écailles, de même que la plupart des ovules, et un seul de ces derniers, solitairement développé, donne lieu à la graine drupacée des *Cephalotaxus*. — B, appareil fructificateur des *Dacrydium* formé de deux graines entourées à leur base d'une cupule sèche et situées au sommet d'un ramule feuillé. — C, appareil fructificateur du *Saxe-Gothæa*, formé d'une réunion de bractées accrues et conniventes qui représentent une sorte de strobile. — La figure A est fortement grossie, les figures C et D le sont légèrement.

port aux ovules. Cet appauvrissement de l'inflorescence a abouti à des effets divers selon les Taxinées que l'on interroge ; mais pour mieux en expliquer le sens, il faut tenir compte d'une disposition qui vient se joindre à cette première tendance et qui entraîne, chez les Dialycarpées, la présence à peu près constante

d'une formation discoïde. Cette formation provient du gonflement circulaire, de la substance qui entoure la base de l'ovule et elle constitue à la graine adulte une cupule charnue ou membraneuse. On conçoit dès lors les différences organiques qui doivent se produire selon que les bractées de l'inflorescence demeurent libres et insignifiantes ou qu'elles deviennent accrescentes et charnues, sous l'influence du voisinage des ovules, ou bien encore qu'elles se soudent avec le support de l'ovule, de façon à donner naissance à un organe dans lequel les parties originairement distinctes se trouvent réunies et plus ou moins confondues. Les *Dacrydium*, les *Podocarpus*, les *Phyllocladus* fournissent des exemples de cette marche dont l'expression la plus élevée paraît être le fruit « pseudo-strobiliforme » du *Saxe-Gothæa,* dont les bractées accrues après l'anthèse prennent l'apparence d'écailles hérissées de pointes, groupées et contiguës, chacune d'elles portant à sa base un ovule inverse, pourvu d'une cupule membraneuse.

Les Dialycarpées, après avoir suivi une direction entièrement distincte de celle dans laquelle les Conifères se sont respectivement engagées, ont cependant réussi de cette façon à obtenir dans un de leurs groupes une sorte de strobile; mais on se tromperait fort en voulant attribuer à ce fait une autre signification que celle qui résulte d'un phénomène de parallélisme, puisqu'il s'agit en réalité d'une combinaison sans relation génétique avec celle à laquelle les Conifères doivent leur dénomination.

Dans les Taxées ou tribu spéciale des Ifs, l'inflorescence appauvrie et pourvue de bractéoles non accrescentes consiste en de petits rameaux tantôt simples et fasciculés, tantôt solitaires et subdivisés une seule fois. Ces rameaux en miniature, comparables à des pousses en voie de développement, dont les bractéoles représentent des feuilles réduites et dont les ovules tiennent la place, à ce qu'il semble, de jets primitivement axillaires, ces rameaux sexués sortent de bourgeons particuliers; et, en y regardant de très près, on constaterait qu'il n'existe pas une distance très grande entre cette structure de l'inflorescence femelle des Taxées et celle qui caractérise le même appareil chez les Abiétinées. Les bractées sous-tendantes ne sont accrescentes ni dans l'une ni dans l'autre des deux familles; mais l'ovule des

Taxées se développe solitairement et sans autre phénomène secondaire que l'apparition d'une formation discoïde sortie du pourtour de sa base d'insertion. Dans les Abiétinées au contraire, le support ovulaire se développe de manière à donner naissance à l'écaille du strobile. La différence des deux groupes est donc plutôt dans la nature du phénomène qui succède à la fécondation que dans la structure intime des parties, et les Abiétinées, si l'on reconstitue par la pensée l'état où elles se trouvaient avant l'époque où l'appareil fructificateur est devenu chez elles un strobile, devaient s'écarter assez peu de ce que furent, de leur côté, les Taxées originaires, c'est-à-dire encore en possession d'une inflorescence moins appauvrie. On voit par là que les Taxées nous ramènent sans beaucoup d'efforts vers un état antérieur des Aciculariées, état que les Abiétinées primitives auraient elles-mêmes traversé. Or, il est digne de remarque que les deux familles paraissent avoir eu leur berceau commun au sein des régions arctiques ou du moins dans le voisinage du cercle polaire. Il est certain, en tous cas, que l'on rencontre des vestiges de leur présence respective dans les limites de ce périmètre géographique, dès un âge relativement reculé, et bien avant d'avoir à les signaler ailleurs. Les Taxées particulièrement, comprenant les genres *Taxus*, *Torreya* et *Cephalotaxus* actuellement confinés exclusivement à l'intérieur de la zone boréale, se montrent dans les régions polaires bien plus tôt qu'en Europe, où rien jusqu'ici n'a dénoté leur existence dans des formations plus anciennes que la mollasse miocène.

Il n'y a donc aucune invraisemblance à admettre que les Taxées aient pris naissance au fond de l'extrême nord, d'où elles se seraient ensuite répandues à travers toute la zone boréale. Plusieurs de leurs espèces occupent de nos jours une étendue immense et cette circonstance, jointe à l'aire fractionnée des deux principaux genres, favorise certainement une semblable hypothèse, en parfait accord, comme nous venons de le voir, avec les données de la paléontologie.

Évolution particulière des Conifères.

C'est à la présence et à la formation du cône ou strobile que les Conifères, les plus parfaites des Aciculariées, doivent leur

existence. Le cône a été pour elles l'appareil protecteur par excellence, servant à recouvrir les graines pendant leur développement, s'ouvrant à la maturité pour les laisser échapper et faciliter leur dispersion. Les Conifères représentent des Acicula-riées parvenues au plus haut degré de complexité qu'il ait été donné à cette classe d'atteindre et leur extension, comme leur prépondérance, se trouvent en rapport direct avec cette supériorité organique, acquise à un moment donné de leur phase évolutive. De même que pour les Dialycarpées, nous dirons ici que la variété des combinaisons de structure est trop grande pour donner à croire que toutes les Conifères soient issues d'une branche unique, d'où leurs rameaux particuliers n'auraient fait que diverger en s'éloignant d'un point de départ commun. Il est plus probable que les Aciculariées, avant de devenir des Conifères, avaient déjà commencé à se différencier en donnant naissance à plusieurs séries juxtaposées, séparées respectivement par des intervalles inégaux. Les distinctions que l'on observe dans la nature, la situation et le mode de développement des strobiles, lorsque l'on compare entre elles les diverses tribus de Conifères, justifient cette croyance, car ces distinctions paraissent tenir à des caractères antérieurement acquis et qui auraient été fixés bien avant le moment où le strobile lui-même s'est définitivement constitué. Il faut admettre que ces Aciculariées en voie de passer à l'état de Conifères, sur divers points et sous l'empire de conditions qui n'avaient rien d'uniforme, présentaient cependant des traits d'affinité mutuelle et qu'elles se rattachaient à une souche ancestrale commune, souche tenant à celle des Dialycarpées et dont un rameau latéral, comme nous l'avons avancé plus haut, s'est peut-être conservé en se bifurquant, de manière à aboutir aux Taxées, d'une part, aux Abiétinées, de l'autre.

Quoi qu'il en soit, et malgré cette façon de comprendre la genèse du strobile, les éléments essentiels et fondamentaux de cet organe se ressemblent si fort, le mécanisme de structure d'où il est sorti est tellement pareil, chez toutes les Aciculariées qui le possèdent, que l'on est bien obligé d'admettre que l'inflorescence contractée et modifiée qui lui a donné naissance, devait être conformée à peu près de la même façon dans toutes les séries ou groupes partiels, préalablement différenciées, que

la présence du cône est venue distinguer un jour et qu'elle n'a cessé depuis de caractériser. Toutes ces séries auront obéi à une même tendance évolutive et le même mouvement les aura entraînées vers la réalisation précoce ou tardive de combinaisons organiques dont le degré d'analogie se sera trouvé strictement déterminé par la mesure même des ressemblances que présentaient entre eux les divers types d'inflorescence, au moment de leur transformation. Précisons en quelques mots l'origine du strobile et sa signification morphologique...

Le strobile est un axe ou rameau soit totalement, soit partiellement modifié pour servir de support aux organes femelles et, après la fécondation, aux graines jusqu'à leur maturité. Nous avons vu qu'il en était de même chez les Cycadées et nous constaterons plus tard que la fleur des Angiospermes n'est également qu'un axe d'inflorescence modifié. Mais il existe entre le strobile des Conifères et celui des Cycadées une différence essentielle en ce que, sur ce dernier, les feuilles transformées ou carpophylles supportent directement les ovules, tandis que sur le strobile des Conifères ces organes sont situés à l'aisselle des feuilles et attachés à des supports que tout engage à considérer comme des jets axillaires avortés. De cette sorte, les vraies feuilles, nommées « bractées », quand elles fournissent, en se développant, l'élément principal de l'écaille du strobile, se trouvent influencées par le voisinage immédiat des ovules, et leur soudure consécutive avec ceux-ci est un effet de cette influence, sans qu'il soit possible de reconnaître en elles de vrais carpophylles. Ainsi, chez les Conifères, la fleur femelle représente un organe de seconde génération, axillaire par rapport aux feuilles d'un rameau ou d'une partie de rameau, contractant des soudures variées et plus ou moins complètes avec les feuilles axillantes, de manière à provoquer une accrescence d'où sort, soit avec le concours, soit plus rarement en dehors du concours de ces feuilles, l'écaille du strobile.

Il nous sera facile de prouver qu'il n'en a pas été de même chez les Angiospermes. La fleur, dans cette classe de plantes, répond à un rameau contracté dont les feuilles supportaient directement à l'origine les organes de l'un et l'autre sexe, c'est-à-dire que ce rameau primitif a dû être pourvu à la fois de carpophylles et d'androphylles, chaque catégorie occupant une

place déterminée de l'inflorescence, les premiers toujours situés au-dessus des seconds.

Dans les Conifères, non seulement les sexes se sont trouvés séparés de très bonne heure sur des axes différents, comme chez les Cycadées, mais les androphylles et les carpophylles ne répondent pas à une même génération d'organes et, tandis que les feuilles de l'inflorescence mâle portent directement les logettes à pollen, on voit sur l'inflorescence femelle les ovules se développer à l'aisselle de ces mêmes feuilles. C'est par une suite de cette circonstance morphologique que sur les cônes androgynes d'Abiétinées, observés dans certains cas de monstruosité, les logettes se trouvent fixées sur le dos des bractées, tandis que les ovules se montrent à l'intérieur et à l'aisselle de ces mêmes bractées. On voit par là que le strobile des Conifères n'aurait, dans aucune hypothèse, donné naissance, en se contractant ou se modifiant, à un appareil construit comme la fleur des Angiospermes. Le point de départ n'étant pas semblable, les résultats devaient nécessairement différer; le seul point de contact est que, dans les deux cas, il s'agit d'un rameau modifié et servant de support aux éléments reproducteurs.

L'observation permet de reconnaître que, chez les Conifères primitives, la partie du rameau modifié par la présence des ovules qui a donné naissance au strobile n'a pas été la même pour tous les types. Cette partie, au contraire, a notablement varié dans son étendue comme dans son emplacement. Chez les Abiétinées, c'est un rameau entier qui est devenu l'inflorescence et ensuite le cône. Plus généralement, le cône représente la partie supérieure, souvent la majeure partie, d'un rameau modifié et contracté. Dans les Cupressinées cependant on voit que la sommité seulement, c'est-à-dire les dernières paires de feuilles du rameau ont été détournées de leur fonction ordinaire pour constituer le strobile; mais l'étude des cônes perfoliés des *Cryptomeria* et surtout des *Cuninghamia* semble démontrer que, dans certaines catégories au moins, et particulièrement dans la tribu des Taxodinées, c'est originairement la partie « moyenne » d'un rameau sur laquelle les ovules ont dû se developper. Dans ce dernier cas, le strobile s'est constitué par l'atrophie devenue permanente de la partie terminale et stérile du rameau sexué.

Les éléments essentiels du strobile, c'est-à-dire les écailles, ont

dû se réduire dans beaucoup de cas et cette réduction, jointe à l'hypertrophie des parties non éliminées, qui prenaient de l'extension à mesure qu'elles devenaient moins nombreuses, semble attestée par la présence répétée, à l'époque du trias et de l'infralias, de strobiles remarquablement allongés, reproduisant



Fig. 76. — *Origine et signification des éléments constitutifs du strobile des Conifères.* — A, cône perfolié du *Cunninghamia sinensis* par l'effet d'une récurrence atavique qui montre que cet organe a dû originairement occuper la partie moyenne du rameau fructifié. — B, cône du *Leptostrobus microlepis* Hr., Taxodiée éteinte du jurassique de la région d'Irkutsk, pour montrer la conformation en rameau allongé de certains strobiles des terrains anciens. — C, écaille détachée d'un strobile de *Cryptomeria*, vue par dehors et montrant la structure du support ovulaire, équivalant à un bourgeon modifié, placé à la base d'une bractée axillante. Ici, le jet qui sert de support aux ovules demeure distinct de la bractée et la déborde. Ce jet semble formé de six feuilles rapprochées et plus ou moins soudées inférieurement.

l'aspect du rameau primitif faiblement contracté et garni d'écailles peu cohérentes. Il en est ainsi des *Volztia*, des *Schizolepis*, des *Glyptolepis* et des *Leptostrobus* et même du *Geinitzia cretacea* Ung. Les *Sequoia* actuels reproduisent en partie cette forme cylindrique allongée des strobiles, qui caractérise souvent le type des Conifères primitives, moins éloignées que les nôtres du point de départ commun de l'ensemble du groupe.

On peut avancer encore que les bractées ou écailles consti-

tutives des strobiles des plus anciennes Conifères sont généralement moins transformées que celles des genres venus postérieurement. Cette remarque s'applique aux *Walchia* paléozoïques; mais elle s'adresse encore aux *Ulmannia* triasiques, aux *Brachyphyllum* jurassiques et même aux *Araucaria* et *Dammara* qui, bien que vivant encore, se rattachent pourtant à des âges reculés, si l'on tient compte du moment où leurs traits caractéristiques se sont définitivement fixés. Dans toutes ces séries, les écailles du strobile diffèrent peu des feuilles normales plus ou moins épaissies, contractées et rapprochées de manière à se recouvrir mutuellement, tout en protégeant les ovules.

Les strobiles des Conifères primitives sont au total comparables à des pousses jeunes, à demi évoluées, dont l'axe cesserait promptement de s'allonger et dont les feuilles prendraient de l'extension, après avoir contracté une soudure précoce avec les ébauches de bourgeons situés à leur aisselle.

On conçoit sans peine la diversité dans la nature et la conformation des écailles, et par cela même du cône, que cette soudure complète ou incomplète, mais toujours suivie d'accrescence, a dû entraîner nécessairement. De là, plusieurs combinaisons principales donnant lieu à autant de plans partiels, d'après lesquels les différentes tribus de Conifères ont été établies. Chacune de ces tribus, considérée séparément, a son histoire, puisqu'elle résulte d'une évolution spéciale. Toutes n'ont pas paru simultanément et certaines ont bien pu dériver les unes des autres, de même qu'il serait possible que les Abiétinées eussent eu un point de départ distinct de celui d'où sont provenues les autres tribus de Conifères. Un des types les plus anciens dont on ait connaissance est celui des *Walchia* auxquels se rattachent les *Ulmannia* et probablement aussi les *Brachyphyllum*. Les *Walchia* commencent à se montrer dès le carbonifère, bien que l'âge de leur plus grande extension coïncide avec le permien, c'est-à-dire avec la fin de l'époque paléozoïque. A ce moment, les Conifères prennent l'essor pour la première fois, mais auprès d'elles on remarque des Salisburiées (genres *Ginkgophyllum* et *Trichopitys*) associées aux dernières Cordaïtées et Dolérophyllées, groupes de végétaux à la veille de disparaître.

Les cônes des *Walchia* sont relativement petits, oblongs, formés d'écailles lancéolées provenant de feuilles bractéales faiblement

modifiées et étroitement imbriquées. L'examen attentif de ces écailles tend à prouver qu'elles résultent d'une soudure de leur base épaissie et horizontalement attachée à l'axe avec le support ovulaire. Les graines petites, libres, inverses, étroitement ailées, paraissent avoir été au nombre de 1 à 3 sur chaque écaille. C'est



Fig. 77. — *Type de Conifère paléozoïque.* — *Walchia Grand'Euryi* Sap., d'après un échantillon provenant du carbonifère supérieur de Saint-Etienne (Loire), découvert par M. Grand'Eury. — A, rameau; — B, portion grossie pour montrer la forme et l'agencement des feuilles. — Le rameau A est diminué de moitié.

là une structure qui n'est pas sans rapport avec celle des cônes de *Dammara* et de *Cunninghamia*. On n'a qu'à supposer une soudure moins complète du support ainsi que la présence d'une graine unique adnée à ce support et par lui à la bractée transformée en écaille, pour obtenir l'organisation distinctive des *Araucaria*. L'extrême analogie d'aspect qui relie les rameaux des *Walchia* à ceux des *Araucaria* du type *excelsa* et *Cookii* entraîne, de son côté, entre les deux genres, une présomption d'affinité en rapport avec les considérations précédentes. La ressemblance des *Albertia* triasiques avec les *Dammara* n'est pas moins frap-

pante, et ce même genre paraît remonter jusque dans le carbonifère. Voilà donc une série de jalons résultant des caractères visibles des plus anciennes Conifères et qui, ayant leur point de départ dans le carbonifère récent, conduisent sans effort des Walchiées jusqu'aux Araucariées.

Que l'on conçoive maintenant une absorption moins complète du support ovulaire, à l'état de bourgeon plus avancé, par cela



Fig. 78. — *Type de Conifère paléozoïque.* — A, *Albertia aloidea* (Gr.) Sap., d'après un échantillon du carbonifère supérieur de Saint-Etienne, déposé dans la collection du Muséum de Paris. — B, cône de *Walchia*, d'après un échantillon du permien de Lodève. — Dimension réduite légèrement.

même plus indépendant de la bractée, contractant avec celle-ci une fusion moins absolue qui permette aux deux éléments de demeurer distincts jusque dans l'écaille, nous obtiendrons aussitôt l'organisation qui caractérise la tribu des Taxodinées (Taxodiées et Séquoïées réunies), tribu dont les *Volztia* nous fournissent un exemple saillant dès la seconde moitié du permien. Cette tribu, comme celle des Araucarinées, s'est continuée jusqu'à nous; elle comprend encore de nos jours les arbres les plus colossaux de la création, les *Sequoia* de la Californie ; mais on peut dire que le groupe a atteint son apogée vers la fin du trias et dans le lias inférieur. Depuis cette époque il n'aurait cessé de décliner; les genres peu nombreux, qu'il comprend maintenant, sont tous en voie de décroissance et de retrait, relativement à ce qu'ils étaient autrefois et aucun d'eux n'a réussi à se maintenir sur le sol européen.

Les Cupressinées, dont la diffusion, dans l'état actuel des con-

naissances, ne remonte pas au delà des temps jurassiques, constituent sans doute un rameau latéral issu de la même branche que les Taxodinées, avec un degré de plus de soudure dans les éléments de l'écaille, avec une réduction plus avancée du nombre des parties du strobile, enfin avec une disposition décussée ou verticillée de ces mêmes parties, qui marque l'existence d'une tendance pareille dans l'ordonnance des feuilles, chez les prototypes, dont les Cupressinées tirent leur origine. Il ne faut pas oublier que les plus anciennes Cupressinées connues se rapprochent de nos *Widdringtonia* dont les feuilles sont alternes ou inexactement opposées et dont les écailles, au nombre de quatre, valvaires dans le fruit, résultent, à ce qu'il paraît, du rapprochement des feuilles décrivant un tour de spire sur la tige. Les feuilles des Cupressinées, d'abord inexactement, puis régulièrement opposées, comme le font voir les formes jurassiques de cette tribu, affectèrent finalement dans certains genres une disposition rigoureusement adaptée, lorsque les faciales de chaque paire se distinguèrent des latérales repliées en carène. En dernier lieu, le plus haut degré de complexité organique que le groupe ait réalisée se montre justement dans le type le plus récent, celui des *Juniperus* ou Genévriers, dont les écailles charnues et soudées ont converti le strobile en une baie comestible. Les plus anciens *Juniperites* qui aient été encore signalés remontent à l'éocène. On suit donc pas à pas dans la marche de cette tribu, la plus féconde en espèces dans le monde actuel, après celle des Abiétinées, les caractères d'une évolution graduelle et progressive.

Les Abiétinées, comme nous l'avons dit, occupent une place à part et semblent avoir eu une autre origine que les tribus précédentes, dont la divergence d'une souche commune semble si naturelle et justifiée par tant de traits soit organiques, soit paléontologiques.

Les Abiétinées pourraient bien être issues de la même souche que les Taxées, et leur berceau doit être reculé vers l'extrême nord. Encore aujourd'hui, ce sont des plantes presque exclusivement confinées dans les limites de l'hémisphère boréal ; de plus leur importance y est demeurée considérable et souvent elles composent à elles seules la masse des grandes forêts montagneuses de notre hémisphère.

Les caractères de structure du strobile des Abiétinées sont des plus saillants. Chez elles, le support ovulaire, qui représente un jet axillaire réduit à une seule phyllode et soutenant deux ovules, ne contracte avec la bractée ou feuille de l'axe fructifié qu'une soudure superficielle et passagère. Après la fécondation, c'est le support seul, devenu accrescent, qui finalement constitue l'écaille, tandis que la bractée avorte ou garde l'apparence d'une feuille ordinaire. En outre, chez les Abiétinées, les ovules toujours inverses et enchâssés dans la substance de l'écaille s'entourent généralement d'une aile membraneuse, empruntée à la couche superficielle cellulaire de cette écaille. Les caractères réunis des Abiétinées, tirés soit de leurs feuilles, soit de leur structure anatomique, soit de leur mode de végétation, soit enfin du développement de leurs organes reproducteurs, impliquent pour ces plantes une présomption d'ancienneté et une origine polaire que les indices paléontologiques sont venus confirmer. En définitive, c'est aux approches du 60e degré lat. N. ou plus loin encore, à l'intérieur du cercle polaire, en Scanie, en Sibérie, en Norvège, dans le Spitzberg et le Groënland que l'on observe les vestiges d'Abiétinées les plus anciens et les plus nombreux. Dans l'Europe centrale, les Abiétinées sont encore inconnues ou du moins excessivement rares à l'époque jurassique; mais dès les premiers étages de la craie, lors du néocomien, du gault, du cénomanien, elles commencent à se répandre, et l'on observe des formes très curieuses de Cèdres, de Pins, de *Tsuga*, de Sapins même, dans la craie inférieure de Belgique, du nord de la France, de la Normandie et de l'Angleterre. La craie inférieure marque une ère de diffusion pour cette tribu qui dès lors a peu changé. Cependant, il faut observer que ces premiers Pins rentrent difficilement dans le cadre des sections actuelles du genre et que les types répandus originairement avec le plus d'abondance, comme les Cèdres et les *Tsuga*, sont justement, parmi les Abiétinées de nos jours, celles qui s'avancent le plus loin dans la direction du sud.

Les plus anciennes Abiétinées que l'on ait encore découvertes ont été recueillies par M. A. Nathorst dans le rhétien de Scanie. L'une est certainement un vrai *Pinus*, dont les graines seules ont été rencontrées jusqu'ici; l'autre est un type que ses caractères ambigus rangent dans une position intermédiaire aux Mélèzes

et aux Cèdres et qui comble l'intervalle, du reste assez étroit, qui sépare actuellement les deux genres.

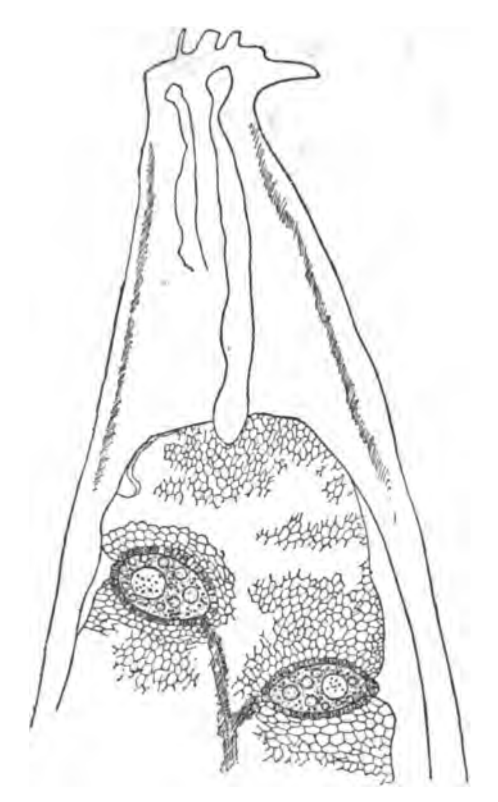


Fig. 79. — Coupe longitudinale à travers le sommet du nucelle de l'*Araucaria brasiliensis* R. et P., au moment de la fécondation (d'après Strasburger, grossi 20/1). — On distingue sur cette coupe le tube pollinique qui s'avance à la rencontre des archégones et commence à pénétrer dans le sac embryonnaire. La coupe découvre deux corpuscules situés latéralement, sur le pourtour du sac embryonnaire, et plus écartés l'un de l'autre que chez les Abiétinées. La comparaison de cette figure avec la figure 63 met en lumière la marche du mouvement évolutionnaire dont le résultat a été le rapprochement, puis la réunion des corpuscules vers le sommet du sac embryonnaire, mouvement qui tend à se prononcer à mesure que des tribus les plus anciennes, comme les Salisburiées et Araucariées, on s'avance vers celles dont l'apparition est plus tardive et la transformation organique plus complète, comme le sont les Cupressinées.

On voit en résumé que les Conifères ont marché du simple au composé, qu'elles sont allées en se compliquant à l'exemple de tous les groupes que nous avons passés en revue. Mais, plus fa-

vorisées que d'autres, pourvues d'un appareil fructificateur de nature à faciliter leur reproduction, loin de décliner comme d'autres familles, elles ont pu traverser avec sécurité tous les âges et s'établir le long des chaînes de montagnes dans des stations où, maîtresses souvent exclusives du sol, elles ont lutté avec avantage contre les autres végétaux, constituant des associations assez puissantes pour défier les siècles et résister même avec avantage au génie destructeur de l'homme.

CHAPITRE IV

STADE MÉTAGYMNOSPERMIQUE

Caractère et évolution particulière des Gnétacées.

Notre sujet nous amène maintenant vers un rameau particulier, détaché très anciennement, à ce qu'il semble, de la même souche que les Aciculariées. Plus parfait en organisation à quelques égards, il s'est avancé parallèlement à celles-ci, mais il est demeuré peu fécond et n'a jamais obtenu qu'un rôle des plus modestes. Les « Éphédrées », c'est d'elles que nous voulons parler, bien moins puissantes que les Conifères, offrant même certains traits d'infériorité que n'ont pas ces dernières, touchent cependant de plus près aux Angiospermes et plus spécialement aux Dicotylées. Si, au lieu des Éphédrées, on considère d'une façon générale l'ensemble des Gnétacées, on voit les termes de rapprochement avec les Angiospermes devenir tellement intimes que bien des auteurs ont cru découvrir dans ce groupe les éléments d'une transition directe, conduisant d'une classe à l'autre, comme si des *Gnetum* on pouvait aboutir aux Santalacées et aux Loranthacées, et des *Ephedra* arriver aux *Casuarina*. Mais au lieu d'un lien équivoque, dont les vestiges s'effacent devant ceux qui cherchent à le définir, il est plus naturel d'admettre que les Gnétacées, groupe sans doute appauvri par les révolutions et plus ou moins artificiel, traduisent sous nos yeux un « état organique spécial » et qu'elles comprennent des plantes reliées entre elles par ce trait commun d'avoir tendu vers une sorte de fausse angiospermie, en détournant à l'usage de leurs

appareils reproducteurs les parties accessoires qui servaient d'entourage à ceux-ci. Nous avons fait voir plus haut que les Conifères représentaient le « summum » de complexité organique qu'il ait été donné aux Aciculariées de produire. Après la réduction du nombre des ovules et du jet axillaire sur lequel ils étaient originairement insérés, après le développement de l'écaille qui les recouvre, au delà de l'exacte contiguïté des parties du strobile, de leur déhiscence ou de leur caducité lors de la maturité, au delà enfin de leur soudure transformant le cône en une baie charnue et comestible, il n'y a plus rien que puisse produire l'organe strobilaire, en fait de combinaisons utiles, et tout ce qu'il était possible de concevoir à cet égard se trouve réalisé. Il en a été de même des végétaux compris sous la dénomination commune de Gnétacées et qui d'ailleurs n'ont entre eux que des rapports éloignés, si l'on s'attache aux différences qui les séparent. Dans la direction que ces plantes ont suivie, leur organisation a donné tout ce qu'il était en elle de produire, mais en usant d'éléments relativement restreints et sans se dégager des liens d'un plan de structure peu extensible. Les Gnétacées malgré tout, bien que supérieures à certains égards aux Aciculariées, bien que se reliant, prises en masse et par certains côtés morphologiques, aux Angiospermes, tout en reproduisant même quelques-unes des combinaisons florales ou foliaires qui caractérisent celles-ci, n'ont pas franchi cependant les limites extrêmes de la gymnospermie. Ces limites, elles semblent plutôt les avoir côtoyées ou, mieux encore, elles ont été pour elles le dernier terme d'une évolution trop faible pour leur permettre d'aller beaucoup au delà. Si l'inflorescence des Gnétacées reproduit quelques-uns des caractères de la fleur des Angiospermes, cette reproduction ressemble plutôt à une tentative parallèle qu'à un phénomène réellement identique; elle équivaut à une ébauche non terminée et correspond à une sorte d'effort sans portée ultérieure, au lieu d'avoir le sens d'un début et de marquer un point de départ, destiné à de futurs développements.

Nous ne saurions mieux faire, à la suite de ces réflexions préliminaires, que de transcrire les propres paroles de Strasburger, extraites de son ouvrage sur *les Conifères et les Gnétacées* [1] :

1. *Die Coniferen und die Gnetaceen; eine morphologische Studie,* von Dr Eduard Strasburger, prof. in Jena, p. 233.

« Les trois genres *Ephedra*, *Welwitschia* et *Gnetum*, réunis dans la famille des Gnétacées, diffèrent les uns des autres pour le moins autant que les principales subdivisions des Conifères comparées entre elles. Cependant, ces genres manifestent de si incontestables preuves d'une mutuelle affinité qu'on ne saurait hésiter à les ranger dans un seul et même groupe. En tout cas, il s'agit d'une famille remarquable, fournissant un passage des Phanérogames inférieures vers les plus élevées de cette classe, famille dont la plupart des représentants auraient péri, ainsi qu'on le remarque le plus souvent, dès que l'on s'adresse à des types intermédiaires. Trois rameaux assez divergents se sont seuls maintenus et l'intérêt qui s'attache à eux est immense, puisque nous leur sommes redevables des plus précieux éclaircissements sur la connexion des Conifères avec les Phanérogames d'un rang plus élevé, et qu'il devient possible par leur considération de saisir la nature du lien génétique de ces deux catégories de plantes. »

Examinons d'abord les caractères que présentent en commun les trois types et qui ont porté les observateurs à les réunir dans une même section, subordonnée à l'ensemble des Gymnospermes.

Sous le rapport histologique, si l'on fait abstraction des anomalies de structure qui entraînent un rapprochement apparent entre les tiges sarmenteuses des *Gnetum* et celles d'autres lianes, comme les Ménispermées, si l'on néglige de même les singularités qui placent entièrement à part le type caulinaire du *Welwitschia*, on constate une conformité réelle des éléments ligneux des Gnétacées, comparés à ceux des Gymnospermes. Les fibres à ponctuations aréolées continuent à se montrer ici avec les mêmes caractères, assimilables, surtout par l'aspect et les variations de détail qu'elles présentent, à celles des Taxinées, principalement des *Phyllocladus*. La même concordance existe vis-à-vis des éléments grillagés ou tubes cribreux du liber. Ces sortes d'organes, dont le rôle paraît important pour la transmission et l'élaboration des sucs, rentrent, chez les Gnétacées, dans une catégorie particulière qui, d'après M. de Bary, comprend également ceux des Gymnospermes et des Filicinées [1]. Cependant, bien que moins différencié que celui des Dicotylées, le bois des Gnétacées n'est

1. Voy. *Handbuch d. physiolog. Botan.*, III, *Vergleich. Anat. d. Vegetationsorg. d. Phanerog. und Ferne*, v. A. de Bary; Leipzig, 1877; p. 188.

déjà plus aussi simple que celui des Aciculariées; réduit encore, il est vrai, aux seules fibres ponctuées ou trachéides comme élément principal du ligneux secondaire, il admet pourtant auprès de celles-ci de gros vaisseaux couverts de ponctuations aréolées, articulés de distance en distance et pourvus à l'intérieur de cloisons perforées, obliquement transversales. Le bois des *Gnetum* et des *Ephedra* est reconnaissable à la présence de ces larges vaisseaux qui ont aussi des réprésentants morphologiques, doués pourtant d'un moindre développement, dans les faisceaux du *Welwitschia*.

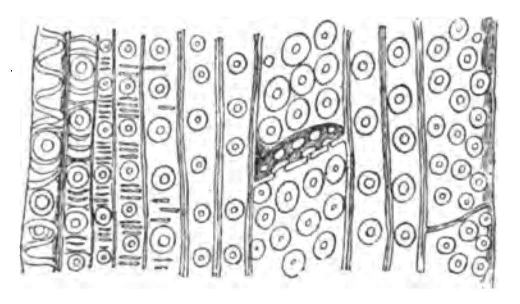


Fig. 80. — *Structure caractéristique du bois des Gnétacées.* — Coupe radicale d'une tige de *Gnetum* montrant deux gros vaisseaux ponctués, associés aux fibres ligneuses aréolées dans le bois (d'après M. Bertrand [1], sous un très fort grossissement).

Un caractère distinctif, général à l'ensemble des Gnétacées, c'est d'avoir les feuilles constamment opposées par paires et alternant d'une paire à l'autre. Cette disposition dite « décussée » est en réalité celle que les plantes Dicotylées ont dû présenter originairement, puisque leurs premières feuilles ou cotylédons sont toujours opposés et que beaucoup de végétaux de cette même classe conservent cette disposition, comme les Cornées, Rubiacées, etc., tandis que d'autres développent des feuilles ordonnées en spirale, à partir de la paire primordiale.

Chez les Aciculariées, nous l'avons vu plus haut, les feuilles sont tantôt spiralées, tantôt décussées ou même, quoique rarement, verticillées, c'est-à-dire rapprochées au nombre de plus de deux sur le même plan horizontal. Mais comme, d'autre part, les feuilles primordiales des Aciculariées sont elles-mêmes

1. Voy. *Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères*, par C.-E. Bertrand; Paris, 1874; p. 12.

constamment opposées ou encore fasciculées en une étoile composée de 3 à 6, 6 à 9, et jusqu'à 15 membres ou segments, il se trouve que les Gnétacées, possédant de leur côté deux cotylédons opposés, se rattachent fort étroitement par là aux Taxinées dans une direction, et dans l'autre aux Angiospermes dicotylédés. Seulement, les cotylédons des embryons de Gnétacées, qui sont linéaires et distincts chez les *Ephedra*, sont soudés en un corps bidenté au sommet dans les *Gnetum* et nous constaterons d'ailleurs plus loin quelques autres particularités qui toutes contribuent à éloigner ce dernier genre des Gymnospermes pour le relier aux types Dicotylés les plus simples, à ceux en même temps qui présentent, comme les Gnétacées, des feuilles strictement opposées et une symétrie binaire des éléments de la fleur. Ainsi, l'amplitude des connexions génétiques dont les Gnétacées semblent destinées à fournir les jalons, s'étendrait à première vue des Aciculariées primitives ou antérieures aux Conifères, aux plus élémentaires et aux moins transformées des Dicotylées, c'est-à-dire à celles qui ont un ovaire simple uniovulé et des feuilles normales ou florales strictement opposées par paires alternantes. Les Loranthacées, chez lesquelles se rencontrent ces caractères, marqueraient le point d'arrivée dans une direction linéaire dont les Taxinées dénoteraient au contraire le point de départ.

Cela ne signifie pas pourtant, selon nous, que les Gnétacées aient dû être originairement de vraies Taxinées, groupe lui-même assez complexe; mais nous serions portés à croire que le type dont les Gnétacées sont issues, et dont les *Bornia* paléozoïques représentent peut-être la souche, n'était pas en tout cas bien écarté de celle d'où les Taxinées ont autrefois émergé. Nous aurions sous les yeux, si cette hypothèse est exacte, deux rameaux graduellement divergents, l'un demeuré riche et relativement fécond, puisqu'il aboutirait aux Conifères, l'autre appauvri. Celui-ci représenterait un état transitoire, réduit, comprenant, au moins de nos jours, un petit nombre de types prématurément fixés et servant à montrer la voie suivie par ceux qui s'avancèrent jadis au delà en continuant à se transformer. Mais ce sont là seulement de notre part des considérations préliminaires, destinées à guider l'esprit du lecteur; il est temps d'insister sur les détails caractéristiques qui sont de nature à produire une impression décisive.

Si les organes appendiculaires des Gnétacées sont toujours opposés par paires, les organes reproducteurs de ces mêmes plantes sont représentés par des bourgeons imparfaitement développés et composés d'un nombre relativement restreint de pièces florales ou feuilles transformées servant d'entourage immédiat ou de tégument soit aux ovules, soit aux loges polliniques. Mais de plus, et c'est là le point essentiel, quelque petit que soit le nombre des parties accessoires ainsi détournées de leurs fonctions normales pour être changées en bractées ou pour

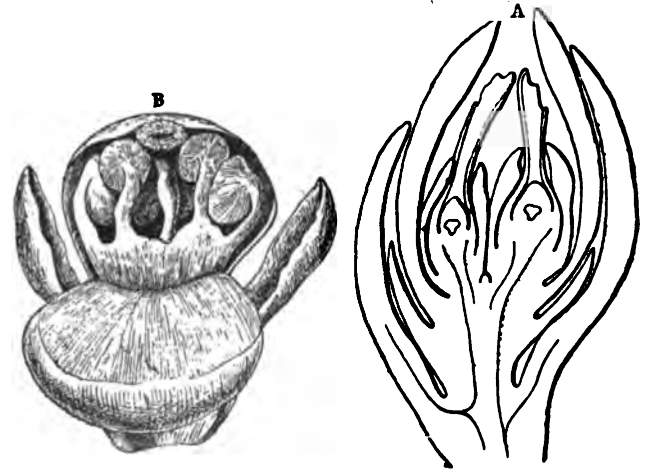


Fig. 81. — Appareil floral comparé des *Ephedra* et des *Welwitschia* (d'après Strasburger et Hooker). — A, coupe longitudinale à travers une inflorescence femelle de l'*Ephedra altissima* Desf., pourvue de deux ovules représentant les pousses collatérales d'un axe terminal avorté. On distingue le nucelle déjà pourvu du sac embryonnaire et de deux téguments dont l'un intérieur s'allonge pour constituer l'exostome, tandis que l'autre résultant de la soudure de deux feuilles bractéales, constitue une sorte d'ovaire rudimentaire (gross. vingt-sept fois). — B, appareil floral androgyne du *Welwitschia mirabilis* Hook., grossi seize fois (d'après Hooker). — Cet appareil est formé d'un périgone résultant de deux paires de bractées, dont l'intérieure, plus longue que l'extérieure, renferme un androcée composé de 6 étamines soudées à la base en un anneau tubuleux et, au centre, le rudiment d'un ovule surmonté d'un exostome papilleux en forme d'entonnoir.

servir de téguments, il existe constamment un groupement binaire de ces mêmes parties rapprochées ou soudées, soit membraneuses, soit accrescentes et charnues, se prêtant de plus d'une façon soit à protéger les éléments sexuels, soit à constituer le fruit après l'anthèse. Enfin, ce groupement est disposé de telle sorte que dans le cas où les deux sexes se trouvent réunis dans

le même bourgeon devenant dès lors un appareil androgyne, le còrps nucellaire termine solitairement le sommet de l'axe gemmaire, tandis que les androphylles comprennent une paire de feuilles transformées et soudées de manière à supporter des lo-

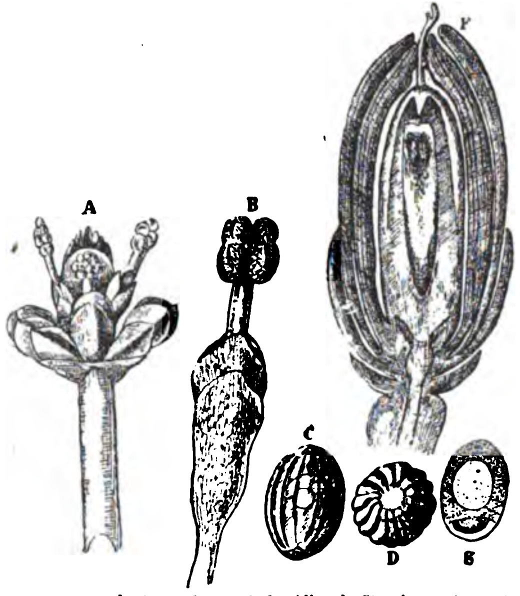


Fig. 82. — Organes reproducteurs des *Ephedra* (d'après Strasburger). — A, inflorescence *anormalement* androgyne de l'*Ephedra campylopoda* (d'après Strasburger). Cette inflorescence présente accidentellement, placé dans le milieu, un appareil femelle associé à trois appareils mâles. L'androphore ou support pollinique de chacun de ces derniers sort d'un involucre formé de deux paires de bractées (gross. huit fois). — B, appareil mâle de l'*Ephedra altissima* Desf., reproduit isolément pour montrer la disposition de l'involucre et la forme du support cylindrique, surmonté de 4 loges à pollen ouvertes au moyen d'une fente apicale (gross. huit fois). — C, grain de pollen de la même espèce. vu de côté et très grossi ; il présente des sillons en côtes de melon et laisse voir à l'intérieur, par transparence, le contour de deux nucléus, dont l'un plus petit. — D, le même vu par le haut pour montrer la disposition des sillons longitudinaux. — E, autre grain de pollen de la même espèce, dépouillé de l'exine et montrant des traces de subdivision cellulaire à l'intérieur. — F, coupe longitudinale d'un appareil femelle de l'*E. altissima*, vers le moment de la fécondation (gross. cent fois). On voit au centre l'ovule surmonté de son exostome et laissant voir dans son intérieur le sac embryonnaire pourvu vers le haut de deux corpuscules accolés. L'ovule est recouvert de deux téguments ou enveloppes provenant de la soudure de deux paires de bractées et, extérieurement, on aperçoit encore deux autres paires de bractées plus courtes.

gettes polliniques érigées. Ce cas d'androgynie aboutissant à la constitution d'un appareil, dont l'étroite analogie avec l'organe floral des Angiospermes ne saurait échapper à l'observateur, ne se montre du reste que dans le seul *Welwitschia*. Dans les deux

autres groupes, les sexes se trouvent séparés et chaque bourgeon floral ou axe reproducteur réduit à un petit rameau avorté, ne possède que l'un des deux éléments sexuels. Il convient même d'ajouter que sur les apparcils androgynes du *Welwitschia* l'organe femelle avorte constamment et que les anthères ou loges à pollen manquent à l'appareil qui porte l'ovule fertile. Dans tous les cas, que l'ovule soit isolé ou que sa place se trouve indiquée au-dessus des androphylles, il termine toujours l'axe qui le porte; mais comme cet axe est un ramule visiblement arrêté dans son développement et réduit à ses premières feuilles, l'ovule par cela même tient la place des dernières feuilles appartenant à la partie avortée. On ne saurait dire, à notre avis, ni que cet ovule corresponde directement à une feuille déterminée, ni qu'il émerge immédiatement du sommet de l'axe; il faudrait, pour le savoir, remonter à l'appareil primitif maintenant en partie avorté et par conséquent reconstruire l'apparence morphologique qu'il a dû originairement présenter. Tout ce que l'on peut conjecturer, c'est que l'ovule a d'abord tenu la place d'une feuille dont il n'est rien resté et que, dans cet état, il est devenu finalement axile et terminal, à la suite de la transformation organique qui a changé le petit rameau en un support encore muni à la base de quelques résidus foliaires remplissant le rôle de bractées et de téguments.

Nous placerons ici deux remarques dont l'importance sera aisément saisie : la première c'est que, chez les *Ephedra*, c'est toujours d'un bourgeon de deuxième génération que sort l'appareil sexué proprement dit soit mâle, soit femelle : un premier bourgeon se développe à l'aisselle d'une feuille ordinaire et c'est ensuite à l'aisselle des bractées de ce premier bourgeon que sont situés à leur tour les bourgeons sexués, les mâles à l'aisselle de deux paires successives de bractées, la paire la plus inférieure demeurant stérile; les femelles dans le haut du bourgeon primaire et à l'aisselle de la dernière paire de bractées, de manière à donner lieu à une seule paire d'ovules, dont l'un avorte constamment dans l'*Ephedra altissima*, Desf.

Dans les deux autres genres, au contraire, l'inflorescence qui sort du bourgeon sexué est un axe simple. Mais il est juste d'ajouter que l'axe sexué du *Welwitschia* et des *Gnetum*, simple par lui-même, ne demeure cependant pas isolé, par suite de combi-

naisons qui dénotent un degré analogue de complexité relative. Ces axes en effet se trouvent distribués sur une inflorescence garnie de bractées, c'est-à-dire de feuilles diversement modifiées. Les strobiles allongés, aux larges écailles étroitement imbriquées sur quatre rangs et disposées en cymes dichotomes, du *Welwitschia*, ressemblent si peu aux étroites collerettes cyathiformes dont les anneaux successifs garnissent le rameau floral des *Gnetum* que les deux genres, en dépit des traits intimes qui semblent démontrer leur affinité organique, ont dû être séparés depuis une époque des plus lointaines et par une quantité de types intermédiaires depuis longtemps éliminés. Dans le premier cas, celui du *Welwitschia*, les appareils sexués sont situés à l'aisselle des bractées étroitement emboîtées qui composent le strobile; dans le second, ils sont distribués en verticilles dans l'intervalle des ceintures bractéales destinées à les protéger. On voit que toutes les Gnétacées tendent en définitive vers une symétrie structurale des appareils reproducteurs. Chez elles, les axes sexués, d'abord simples et plus ou moins réduits, dépendent d'autres rameaux modifiés à leur tour : ainsi donc, les diversités apparentes conduisent aisément l'esprit qui les analyse de près à des processus organiques uniformes en réalité.

Il est encore certain, et ce sera la seconde de nos remarques, que dans les Gnétacées, contrairement à ce que montrent la généralité des Conifères et même des Aciculariées, les appareils mâle et femelle sont homomorphes, c'est-à-dire qu'ils se rapportent au même degré de génération et qu'ils se développent toujours sur des axes d'égale valeur. Si l'on joint à cette circonstance la possibilité pour l'ovule d'occuper une situation déterminée au-dessus des androphylles, au sommet de l'axe floral devenu éventuellement androgyne, on aura obtenu la mesure morphologique du lien qui rattache les Gnétacées aux Angiospermes et la raison d'être du rang que tient ce groupe au milieu de l'espace qui sépare les Gymnospermes des Dicotylées.

En se rapportant aux Cycadées, qui se rattachent, nous l'avons fait ressortir plus haut, au stade progymnospermique, on voit effectivement les organes de l'un et l'autre sexe directement attachés aux feuilles modifiées, mais encore reconnaissables, de l'axe reproducteur. Il en est de même chez les Aciculariées; seulement ici les axes tendent à se modifier diversement, selon

qu'ils sont destinés à supporter des feuilles sexuées mâles ou femelles. Les axes mâles demeurent simples; mais les axes femelles se compliquent et s'appauvrissent tout à la fois en passant à l'état de supports ou bourgeons avortés, situés à l'aisselle des feuilles d'un rameau preexistant, et les feuilles de ce rameau se modifient à leur tour de façon à engendrer le cône. — Enfin, chez les Gnétacées, le mouvement de transformation s'étend à la fois aux appareils des deux sexes; les axes mâles éprouvent les mêmes modifications que les axes femelles et suivent la même marche. Tous sont également disposés à l'aisselle ou au-dessus de feuilles bractéales qui les soutiennent et les enveloppent; seulement, ces axes modifiés et réduits à un petit nombre de parties demeurent reconnaissables, et, de plus, ils peuvent, dans un cas au moins, réunir les deux sexes avec un mode de groupement qui rappelle la symétrie florale des Angiospermes : telle est en résumé l'économie de la fleur des Gnétacées; elle se rapproche de celle qui préside aux Angiospermes; mais c'est seulement à l'aide d'une combinaison accidentelle et par l'analogie qui se manifeste dans le plan organique, que le rapprochement s'accomplit; il s'opère avec des éléments appauvris et des parties tellement atteintes par l'avortement que l'axe sexué n'a pu en se contractant réaliser le type d'une véritable fleur. La fleur des Gnétacées considérée dans ses éléments constitutifs, en dehors des éléments accessoires destinés à lui servir d'abri, ressemble effectivement aux plus rudimentaires et aux moins parfaites parmi celles des Dicotylées, comme le sont les fleurs des Santalacées et des Loranthacées. C'est là pourtant une fleur au sens propre du mot, c'est-à-dire un assemblage de parties sexuées disposées de telle façon que l'organe femelle ait éventuellement sa place au centre de l'appareil. La symétrie est binaire, c'est-à-dire constituée au moyen de membres distribués par paires alternantes; mais, sauf dans le *Welwitschia*, les deux sexes ne se trouvent jamais réunis dans une même enveloppe florale.

Dans ces limites, on constate que la fleur mâle des Gnétacées se compose d'une seule paire (*Ephedra*, *Gnetum*), au maximum de 2-3 paires de folioles bractéales, plus ou moins soudées latéralement de manière à constituer une sorte de périgone autour du corps staminal. L'organe que nous nommons ainsi, parce qu'il affecte une étroite ressemblance avec l'androcée, c'est-à-dire

avec l'ensemble des étamines de la fleur des Dicotylées, est assez caractéristique pour nous arrêter quelque peu. Il résulte de la soudure de deux androphylles ou feuilles sexuées mâles, supportant comme chez les Gymnospermes les loges à pollen. Ces loges que nous avons assimilées précédemment, ne l'oublions pas, aux microsporanges des Cryptogames, au lieu d'être disposées à la surface dorsale de la feuille sexuée, comme dans les Cycadées, vers sa base ou en-dessous d'elle, comme chez la plupart des Conifères, ces loges sont ici ter-





Fig. 83. — Organes reproducteurs des *Gnetum* (d'après Strasburger). — A, appareil mâle grossi montrant un androphore s'élevant d'un involucre bivalve, et surmonté de deux loges à pollen ouvertes, au moment de la dissémination des grains de pollen (grossi). — B, Coupe longitudinale schématique, grossie, de l'appareil femelle d'un *Gnetum* pour montrer l'ovule entouré de ses trois téguments et laissant voir dans son intérieur le début du sac embryonnaire.

minales. Elles sont ovales ou globuleuses, agglomérées par 2-4, par 6-8, s'ouvrant par-dessus à l'aide de fentes apicales. Chacune d'elles est divisée en deux compartiments chez les *Ephedra*, mais elle reste simple chez les *Gnetum* dont le filet staminal ne supporte que deux anthères. Dans la fleur mâle, « pseudo-androgyne », du *Welwitschia*, le corps staminal, monodelphe et tubuleux inférieurement, se divise dans le haut en six supports cylindriques terminés au sommet par des anthères globuleuses à trois compartiments, s'ouvrant par-dessus à l'aide d'une triple fente. De semblables étamines ne sont pas sans analogie avec celles de plusieurs Dicotylées; les Euphorbiacées particulièrement en offrent des exemples. Mais, dans une direction opposée, l'affinité morphologique de ces organes avec les andro-

phylles à logettes réunies en étoile, au sommet d'un axe, des Ifs et des Ginkgos, n'est pas moins évidente. La déhiscence seule diffère de part et d'autre, puisque chez les Taxées et les Salisburiées elle s'opère à l'aide d'une fente située sur le côté inférieur. L'assimilation, malgré tout, n'en reste pas moins des plus naturelles et la vraisemblance d'un rapprochement conçu au point de vue génétique s'accroît encore par la comparaison des organes mâles des Gnétacées avec ceux des Cordaïtées, que nous avons figurés précédemment, d'après M. Renault. On découvre alors une concordance parfaite dans la symétrie du plan de structure, avec cette seule différence que les loges à pollen du type paléozoïque sont très allongées au lieu d'être globuleuses, comme celles des Gnétacées. D'ailleurs la structure des grains de pollen n'est pas la même dans les deux groupes; le corpuscule pollinique des Cordaïtées est nettement pluricellulaire, tandis que celui des *Ephedra*, probablement aussi du *Welwitschia*, est ellipsoïde, marqué sur l'exine de stries ou cannelures longitudinales en côtes de melon qui rappellent singulièrement les sillons de même nature existant à la superficie des corpuscules polliniques de certains types paléozoïques. A l'intérieur des grains de pollen des *Ephedra*, on distingue, selon le témoignage de Strasburger [1], les deux cellules caractéristiques des Gymnospermes; mais la membrane qui les sépare est amincie; elle ne constitue qu'une faible limite, difficile à apercevoir, et dans cette structure il est permis de reconnaître la trace, sur le point de s'effacer, d'une formation prothallienne que les Gymnospermes tenaient des Cryptogames et dont le grain de pollen, à peu près unicellulaire des Angiospermes, nous offrira, pour ainsi dire, un dernier vestige.

Ces mêmes caractères de transition morphologique, de progrès qui gravite dans la direction des Phanérogames les plus élevées, reparaissent lorsque l'on interroge ce qui tient à la fleur femelle et à l'ovule des Gnétacées. L'ovule n'adhère plus directement à une feuille, comme chez les Cycadées; il n'est plus reporté avec son support à l'aisselle d'une bractée, ni protégé par l'accrescence simultanée de ces deux organes plus ou moins soudés; comme chez les Taxinées, il termine un axe feuillé, appauvri; mais ici cet axe moins débilité, si l'on peut s'exprimer ainsi,

1. *L. c.*, p. 136.

utilise les feuilles bractéales qui se combinent paire par paire et forment un double tégument à l'ovule. Le plus intérieur de ces téguments s'allonge en un tube papilleux qui facilite l'introduction et le développement vésiculaire du pollen. Le nombre de ces enveloppes superposées s'élève même jusqu'à trois dans la fleur purement femelle des *Gnetum*.

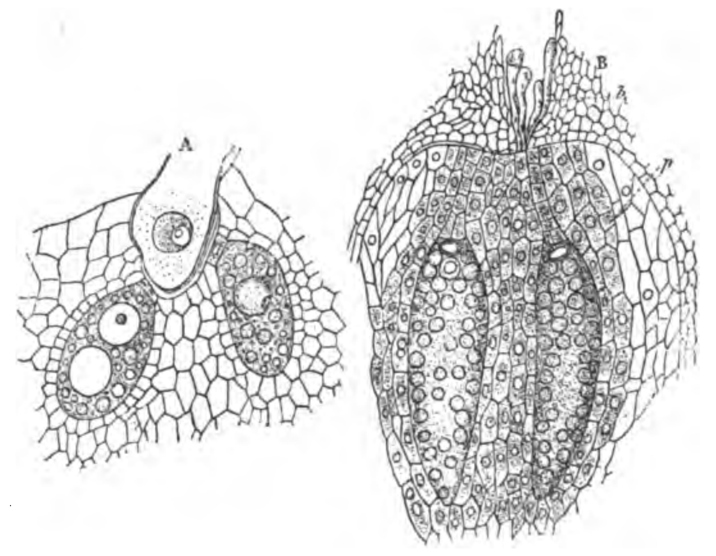


Fig. 81. — *Corpuscules comparés des Taxinées et des Ephédrées.* — A, coupe longitudinale à travers le sommet du sac embryonnaire, du *Taxus baccata* L., au moment de la fécondation. On distingue deux corpuscules pourvus chacun d'un noyau et surmontés d'une cellule du canal. Dans le haut, le tube pollinique, après avoir pénétré à travers les tissus ramollis, s'avance au contact du corpuscule et présente une ébauche de cellule dépourvue de tégument, située au milieu du protoplasme (gross. $\frac{100}{1}$). — B, coupe longitudinale à travers le nucelle et le sommet du sac embryonnaire d'un *Ephedra*, *E. altissima*, immédiatement après la fécondation. Plusieurs tubes polliniques, *b*, se montrent au-dessus du sac embryonnaire, *p*. Au-dessous, dans la cavité nucellaire, paraissent deux corpuscules en forme de bouteille, qui présentent distinctement, à leur sommet allongé en col étroit, une cellule du canal (d'après Strasburger, gross. $\frac{100}{1}$).

L'ovule des Gnétacées, bien qu'il conserve la structure propre des ovules de Gymnospermes, est ainsi entouré d'enveloppes provenant de la transformation et de la soudure des feuilles les plus voisines. C'est là une combinaison morphologique, homologue de celle à laquelle est due l'existence de l'ovaire des Angiospermes. Cependant, chez les Gnétacées, l'ovule n'est certainement pas inséré sur la feuille carpellaire, comme dans l'im-

mense majorité de ces mêmes Angiospermes. Tenant originairement la place d'une feuille, puis reporté sur l'axe par suite d'un appauvrissement graduel de celui-ci, il a été recouvert par deux ou trois involucres; c'est là une combinaison morphologique qui a pu et qui a dû se réaliser également chez les Angiospermes « à gynécée appauvri et plus ou moins imparfait », si l'on suppose un point initial où certains types, au lieu de former leur ovaire au moyen du repli de la feuille carpellaire, en auraient emprunté les éléments aux feuilles les plus immédiatement rapprochées. Il est très concevable que le gynécée des Santalacées et des Loranthacées, si souvent comparé avec raison à celui des Gnétacées, doive son origine à un procédé morphologique équivalent. Il ne s'ensuivrait pas pour cela qu'il y eût nécessairement entre les groupes respectifs un lien de filiation directe, mais seulement une analogie de combinaisons, amenée par la conformité des éléments organiques d'où ces combinaisons seraient sorties.

La structure anatomique de l'ovule dénote encore la nature gymnospermique de cet organe dans une partie au moins des Gnétacées. Chez les *Ephedra*, l'extension du sac embryonnaire, le développement des corpuscules, leur forme, leur groupement au nombre de trois à cinq, au centre et à la partie supérieure du sac embryonnaire, la présence d'une cellule du canal détachée de la cellule centrale et placée entre celle-ci et la série des cellules du col, tout concourt à rattacher d'une façon absolue l'ovule de ce type à celui des Aciculariées, particulièrement des Taxées et des Abiétinées [1]. Ici pourtant, des nuances se produisent, lorsque des *Ephedra* on passe aux deux autres genres, et ces nuances nous aideront justement à saisir les traits de la transition qui conduit les Gnétacées jusqu'aux confins indécis du stade supérieur, celui des Angiospermes vraies. Nous serons entraînés sur une pente, pour ainsi dire, insensible, en reprenant à ce point de vue les trois types de Gnétacées pour faire ressortir ce qui révèle en eux les degrés successifs du passage dont ils servent à mesurer la direction.

Le sac embryonnaire du *Welwitschia* possède des corpuscules dans le milieu de sa partie supérieure; mais ces cor-

1. Voy. Strasburger, *l. c.*, p. 85, tab. 16 et 17.

puscules, dilatés en massue à leur base et longuement tubuleux à leur sommet, ne présentent aucune subdivision intérieure. On ne distingue pas en eux de cellule centrale surmontée d'une cellule du canal et entourée de cellules de bordure. Il ne s'agit que d'une vésicule arrondie et bulboïde à l'extrémité, là où se montreront les premiers vestiges de l'embryon. Cette simplification rapproche, dans une certaine mesure [1], les corpuscules du *Welwitschia* des vésicules embryonnaires des Angiospermes. — C'est à ce même type de développement que paraissent se rattacher

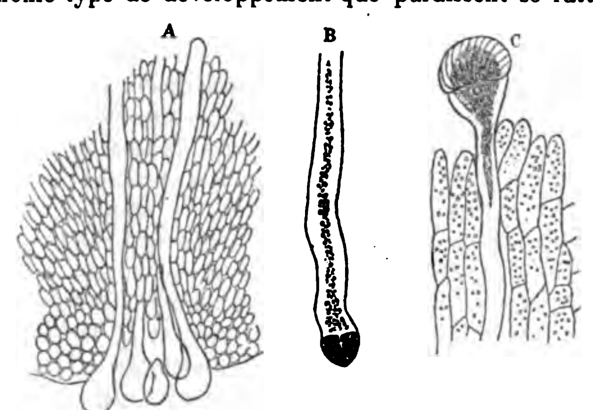


Fig. 85. — Corpuscules et fécondation du *Welwitschia* (d'après Strasburger et Hooker). — A, coupe longitudinale à travers la partie inférieure du sommet du tissu nucellaire du *Welwitschia mirabilis* Hook., montrant plusieurs corpuscules allongés en forme de vésicules. — B, un des corpuscules isolés, après la fécondation, montrant à l'extrémité inférieure les premières segmentations cellulaires qui donneront naissance à l'embryon. — C, grain de pollen de *Welwitschia*, à l'état de germination, faisant pénétrer son tube vésiculaire à travers le tissu nucellaire et s'avançant à la rencontre des corpuscules (figure très grossie).

étroitement les *Gnetum*, mais ici les documents précis font encore défaut, selon le témoignage de Strasburger lui-même [2]. Ce savant a fait rassortir l'analogie extrême de structure qui relie l'appareil femelle des *Ephedra* à celui des Ifs; l'évolution est absolument semblable de part et d'autre, surtout si l'on choisit comme terme de rapprochement soit l'appareil constamment biflore des *Torreya*, soit le cas où l'axe floral des *Taxus* [3] développe exceptionnellement deux ovules collatéraux. Il n'existe de

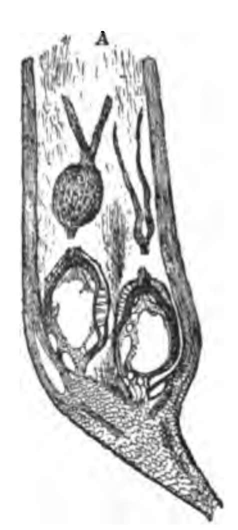
1. Strasburger, *Die Conif. und die Gnetaceen*, p. 96, tab. 19, fig. 31-33.
2. *Ibid.*, p. 119.
3. *Ibid.*, tab. 1, fig. 6.

différence appréciable que dans la proportion relative et le rôle des parties. Chez les Ifs, l'accrescence a son siège dans le voisinage immédiat de l'ovule; chez les *Ephedra*, ce sont les bractées de l'axe primaire qui se soudent et constituent l'enveloppe charnue entourant les deux bourgeons latéraux, qui supportent chacun un ovule; mais l'affinité morphologique est trop intime pour ne pas autoriser la supposition d'une parenté des deux groupes, justifiée encore par les détails que nous avons exposés.

L'opposition des organes appendiculaires, constante chez les *Ephedra*, n'est pas un obstacle à ce rapprochement, puisque non seulement ils se rattachent par elle à des types paléozoïques tout à fait primitifs, comme les *Calamodendron* et les *Bornia*, mais aussi parce que cette opposition se retrouve dans l'appareil cotylédonaire des Aciculariées, des Taxées en particulier, de même que dans les feuilles gemmaires et dans celles de l'axe floral de ces mêmes Taxées. — Rien de plus vraisemblable assurément qu'une liaison basée sur un tel ensemble de caractères; mais, en regardant de près, en se souvenant de ce que nous avons dit plus haut sur la marche évolutive des Taxées et les modifications successives dont elles gardent la trace, on sera disposé à admettre que les *Ephedra*, plus simples et plus uniformes que les Ifs dans l'ordonnance de leurs éléments organiques, doivent aussi reproduire plus fidèlement les traits de la souche prototypique, et avoir été fixés les premiers dans les limites du cadre morphologique que nous leur connaissons. M. le professeur Heer a effectivement signalé des traces d'Ephédrées (*Ephedrites*) consistant en écailles éparses et en fragments de tiges striées et articulées dans le jurassique de la Sibérie orientale. Des vestiges analogues se rencontrent dans l'oolithe inférieure d'Etrochey (Côte-d'Or); mais on conçoit que ces premiers *Ephedra* ayant occupé une place très modeste dans l'ancienne végétation, aient passé inaperçus jusqu'à présent, par suite de la rareté extrême de leurs restes fossiles et des faibles caractères différentiels que présentent ces restes, faciles à confondre avec les débris de rameaux et d'organes indéterminables. C'est tout au plus vers le milieu du tertiaire (oligocène) que de véritables *Ephedra* auraient été observés, dans l'état actuel des connaissances. S'il était permis de hasarder une conjecture, nous serions portés à faire remonter l'existence de ce type à une période

des plus reculées, jusqu'aux approches, sinon au sein même de l'époque paléozoïque.

C'est effectivement ce qui résulte des dernières découvertes de M. B. Renault, relatives à la présence d'un type de Gnétacées, allié de près à celui des *Ephedra*, dans le carbonifère récent de l'Autunois. Une note de ce savant, communiquée à l'Académie des sciences et insérée dans les comptes rendus, donne des détails



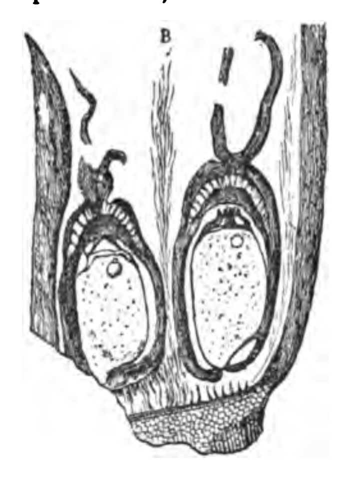


Fig. 86. — *Organe femelle d'une Ephédrée paléozoïque* (d'après B. Renault). — A, coupe longitudinale obliquement pratiquée, montrant deux ovules et les fragments de deux autres renfermés dans le même involucre, sous un fort grossissement. — B, autre coupe longitudinale du même appareil passant par le centre de deux ovules dont le sac embryonnaire laisse apercevoir vers le haut la trace d'un corpuscule, sous un plus fort grossissement.

précieux sur l'appareil femelle de ce type paléozoïque, soumis par lui à l'examen microscopique au moyen de coupes minces habilement pratiquées dans l'échantillon. La figure que nous donnons ici, d'après un dessin encore inédit de M. B. Renault, représente deux coupes longitudinales et permet une comparaison de l'ancien organe avec les parties correspondantes des *Ephedra*. La différence principale consiste en ce que l'involucre ou tégument extérieur pseudo-ovarien renferme quatre ovules assis sur une pelotte réceptaculaire, au lieu d'un seul. Mais chacun de ces ovules pris à part révèle une analogie de structure assez intime avec ce qui existe chez les *Ephedra* pour faire admettre

qu'il s'agit d'un genre paléozoïque touchant à celui-ci, dénotant seulement une moindre réduction des parties et par cela même un plan organique plus primitif. Les quatre ovules répondent peut-être à autant de feuilles verticillées.

La liaison du type des *Ephedra* avec celui du *Welwitschia* est attestée chez ce dernier par la disposition de l'axe floral, par la situation et le développement de l'ovule et de ses enveloppes, par l'ordre et la nature des téguments, par la conformation des loges à pollen ou anthères, enfin par la ressemblance qu'offrent les corpuscules polliniques. Cette liaison n'a été contestée par personne à partir du mémoire initial de Hooker et cependant elle

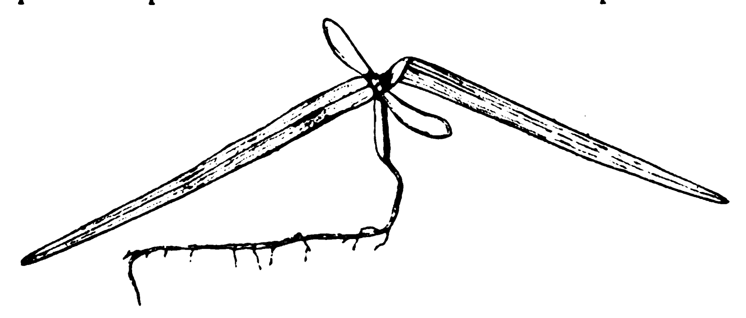


Fig. 87. — Plantule du *Welwitschia*, montrant la tigelle surmontée de deux cotylédons épigés et, en croix avec ceux-ci, deux feuilles primordiales très allongées qui persisteront seules (figure de Nautet-Monteiro, d'après des indications et un croquis dus à M. Duchartre).

s'associe à d'autres indices d'une signification opposée, puisqu'ils tendent tous à rapprocher ce même *Welwitschia* des Angiospermes. Ces indices sont d'autant plus curieux qu'il s'agit d'un type des plus extraordinaires, fixé sans doute dans ses traits caractéristiques depuis un âge reculé et sorti d'une adaptation régressive des plus étroites. Le *Welwitschia*, voué par sa structure singulière à des conditions de vie toutes spéciales, privé d'axe caulinaire, c'est-à-dire sans tige dès l'embryon, réduit à une paire unique de feuilles dont l'expansion continue indéfiniment en obéissant à un mouvement basipète, le *Welwitschia* est peut-être le dernier représentant de toute une catégorie de végétaux depuis longtemps éteints, pourvus de tiges et d'axes feuillés, qui auraient possédé des organes reproducteurs caractérisés par une gymnospermie douteuse. Ces végétaux auraient par cela même appartenu à un stade évolutif plus ou moins

avancé, mais homologue de celui que les Angiospermes prototypiques ont nécessairement traversé. Le *Welwitschia* aurait dû sa conservation à la singularité même des particularités adaptives qui le distinguent. Prématurément fixé comme tous les types régressifs, il peut nous donner la mesure de ce qu'ont été, à un moment donné, sur les confins du domaine gymnospermique et avant de s'avancer beaucoup au delà, les formes qui tendaient à s'en écarter de plus en plus. Les plantes dont il



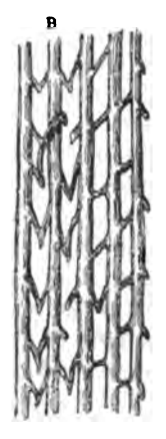


Fig. 88. — *Organes végétatifs caractéristiques des Gnétacées*; — genres *Ephedra* et *Welwitschia*. — A, jeune pousse de l'*Ephedra altissima* Desf., pourvue exceptionnellement de feuilles aciculaires, verticillées par trois, pour faire saisir le retour accidentel des *Ephedra* à un type ancestral à feuilles verticillées, voisin de celui des *Bryon* et des *Bornia* (figure sensiblement grossie). — B, nervation des feuilles permanentes du *Welwitschia mirabilis*, sous un fort grossissement (d'après M. de Bary).

s'agit et que nous saisissons, pour ainsi dire, à la dérobée, différentiaient graduellement leurs organes en réalisant des combinaisons à la fois plus élevées et plus complexes que celles qui avaient jusqu'alors prévalu. C'est donc en interrogeant les parties du *Welwitschia* soustraites à l'inflence perturbatrice de la régression, ses feuilles primordiales et ses organes sexuels, que nous aurons la chance de retrouver quelques-uns des traits décisifs qui signalèrent autrefois la marche évolutive des Phanérogames, à une époque où le mouvement d'où est sortie l'angiospermie était encore très loin d'avoir atteint son terme final.

L'idée d'un mouvement régressif du *Welwitschia* ayant eu pour conséquence la transformation d'un état antérieur, différent de celui sous lequel le végétal actuel se manifeste lorsqu'il devient adulte, reçoit une confirmation évidente de l'examen de la plantule de ce type, observée par M. de Nautet-Monteiro. La reproduction réduite de cette plantule que nous figurons ici (fig. 87) fait voir, au-dessus de la radicule, deux cotylédons foliacés, étalés et courts, et, en alternance avec ceux-ci destinés à mourir de bonne heure, deux longues feuilles primordiales opposées, qui seules persisteront et constitueront les deux feuilles gigantesques bien connues du *Welwitschia.* Une telle ordonnance, remarquons-le, ne laisse pas que de rappeler à l'esprit les *Ephedra*, rapprochement que la figure 88 A est de nature à faire ressortir.

L'énorme feuille du *Welwitschia* affecte la figure d'une large banderole, atténuée et fissurée au sommet; elle se trouve parcourue longitudinalement par de nombreuses nervures égales et parallèles, mais reliées entre elles par des ramules transverses, courant de l'une à l'autre, tantôt libres à l'extrémité, tantôt contractant des anastomoses coudées-anguleuses d'où sort un court ramuscule qui dirige sa pointe vers la base de la feuille. M. de Bary, qui a donné la description et la figure de cette curieuse nervation, remarque lui-même qu'elle reproduit les caractères réunis de celle des feuilles de Monocotylées par la disposition des nervures longitudinales et de celle des feuilles de Dicotylées par l'ordonnance du réseau intercalaire. Si l'on compare à la nervation des feuilles du *Welwitschia* (fig. 88, B) le réseau veineux des Aroïdées et des Fluviales, d'une part; de l'autre, celui des feuilles de *Plantago*, des stipules de *Ficus* et d'une foule de pièces florales ou bractéoles qui représentent des feuilles primitives détournées de leurs fonctions, mais ayant gardé une partie de leurs anciens caractères, on sera porté à reconnaître dans la plante africaine l'existence d'un type foliaire tenant à la fois des deux systèmes de nervation, si tranchés en apparence, qui caractérisent maintenant les classes des Dicotylées et des Monocotylées. La présence dans le *Welwitschia* de fleurs pseudo-androgynes, la disposition de l'androcée constituant un tube staminal autour de l'ovule, le double tégument qui recouvre celui-ci dans les fleurs purement femelles, enfin la simplification

des corpuscules prenant presque l'apparence des vésicules embryonnaires des Angiospermes, toutes ces particularités réunies communiquent au *Welwitschia* une physionomie sub-angiospermique qui ne saurait être absolument trompeuse et qui, en tout cas, reporte l'esprit vers les temps où la catégorie des plantes supérieures, graduellement transformées, assumait de nouveaux caractères, sans avoir perdu encore la trace de ceux qu'elle avait possédés antérieurement.

Les considérations précédentes reçoivent une confirmation nouvelle, bien que d'un ordre différent, dès qu'en quittant le *Welwitschia*, on observe les *Gnetum*, expression suprême de l'état organique que nous analysons. C'est là un genre très éloigné sans doute par le temps qui le vit naître, aussi bien que par le facies qu'il présente, du problématique *Welwitschia.* Avec les *Gnetum* et par leur intermédiaire, nous franchissons sans doute plusieurs degrés et nous laissons en arrière plus d'une étape. — Rien dans l'aspect extérieur de la plante ne dénote une Gymnosperme, au sens ordinaire du mot. C'est une liane semblable d'aspect à celles que comprennent les Apocynées, les Bignoniacées, les Ménispermacées, les Pipéracées. Il en résulte qu'en s'en tenant à l'extérieur, on croirait avoir réellement sous les yeux une Dicotylée et cependant, nous l'avons vu plus haut, les *Gnetum*, par le bois et par l'ovule imparfaitement protégé, paraissent être des Gymnospermes. Ils sont assurément des « Gnétacées », puisque la famille entière leur doit sa dénomination, si l'on se borne à invoquer leur affinité, au moins superficielle, avec les *Ephedra*, affinité dont la plupart des botanistes admettent la réalité. Au lieu de s'étonner de cette double tendance, il est plus naturel de supposer que bien des pas en avant avaient été accomplis par les végétaux d'où les Dicotylées sont à la fin sorties, lorsque le type des *Gnetum* arrêta les traits qui le distinguent encore. L'isolement actuel du type nous enlève le vrai sens de ce mouvement organique, peut-être régressif; mais il est certain, de toutes façons, que les Angiospermes ont traversé autrefois bien des termes échelonnés et qu'à chacun de ces termes, ils ont été capables d'émettre des rameaux susceptibles de s'étendre et de se prolonger jusqu'au moment où ils cessèrent de varier. Un de ces rameaux, latéralement émis, a fort bien pu évoluer séparément et se fixer à un moment

donné, sans avoir jamais atteint le stade angiospermique proprement dit. L'adaptation particulière des *Gnetum* à l'organisation sarmenteuse des lianes a pu favoriser leur maintien et, en définitive, leur type, malgré son isolement relatif, n'est pas sans liaison avec certaines Dicotylées incontestables, mais imparfaites à quelques égards, comme les Santalacées, ou affectées de parasitisme, comme les Loranthacées.

A l'imperfection de la fleur formée d'enveloppes au nombre de trois provenant de feuilles bractéales soudées et entourant l'ovule, la plus intérieure surmontée d'un appareil tubuleux, vient se joindre chez les *Gnetum* la présence de feuilles tout à fait semblables par l'apparence comme par la disposition du réseau veineux à celles des Dicotylées. Peut-être, dans les *Gnetum*, les fleurs sont-elles demeurées imparfaites et semi-gymnospermiques, uniquement parce qu'elles ont dû se constituer aux dépens d'un axe feuillé, préalablement amoindri et relativement pauvre. Les sexes ont dû se séparer de bonne heure et les pièces appendiculaires ou bractées de l'axe n'ont dès lors fourni à chacune des fleurs que des éléments insuffisants. L'ovule, à défaut de la feuille carpellaire qui lui manquait, a été bien forcé de se contenter, comme chez les *Ephedra* et *Welwitschia*, d'enveloppes empruntées aux paires de bractées les plus immédiatement voisines.

Dans cette hypothèse, ce serait à une circonstance en quelque sorte accidentelle qu'il faudrait rapporter l'origine et la raison d'être de la fleur des *Gnetum*, et le point d'arrêt qui lui aurait donné naissance nous découvrirait par cela même certains côtés de l'état primitif organographique des Dicotylées, alors que ces plantes, déjà pourvues de caractères distinctifs et séparées même des Monocotylées, transformaient graduellement leurs appareils reproducteurs, de manière à constituer la fleur, d'abord, et ensuite, après elle, l'inflorescence par la modification progressive de toutes les parties voisines des axes sexués.

Chez les Gnétacées, prises dans un sens général, l'axe sexué promptement réduit s'est trouvé n'être qu'un petit bourgeon mâle ou femelle, trop faible pour constituer une véritable fleur. Ces bourgeons sexués se sont alors groupés sur des axes d'un ordre plus élevé, à l'aisselle des feuilles changées en bractées et soudées entre elles deux par deux, qui garnissaient chacun de ces axes. De là, des inflorescences, les unes purement femelles, les autres

pseudo-androgynes, qui ne sont pas sans analogie soit avec la fleur complexe des Euphorbiacées, soit avec les inflorescences en épi des Pipéracées. Une fois constituées séparément, les fleurs rudimentaires des Gnétacées se sont groupées à la façon de celles des Dicotylées. Quant aux feuilles des *Gnetum* considérées en elles-mêmes, loin de retracer par quelques points les caractères de celles des Gymnospermes, elles affectent entièrement les allures des feuilles de Dicotylées. Les feuilles des *Gnetum* les plus répandus (*Gn. gnemon*, — *Gn. scandens* Roxb.), avec leurs nervures secondaires repliées en arceau, de manière à circon-



Fig. 89. — Inflorescence et nervation caractéristiques du genre *Gnetum*. — A, fragment d'un rameau de *Gnetum* (espèce de l'Asie méridionale, roy. d'Assam), montrant deux feuilles opposées, dont l'une entière avec les détails de son réseau veineux, l'autre coupée, et, entre les deux feuilles, trois inflorescences ou grappes spiciformes, l'une médiane mâle, entièrement développée. — B, détails de la nervation, légèrement grossis, pour montrer la forme et la disposition des aréoles, constituées par des linéaments obliquement ramifiés-sinueux, anastomosés entre eux.

scrire de larges mailles cernées extérieurement d'aréoles plus petites, avec un réseau de nervules obliquement ramifiées, reliant entre elles les principales, ces feuilles retracent fidèlement le type de nervation des Araliacées, des Protéacées, des Diospyrées et de bien d'autres plantes parmi les Dicotylées. Il est absolument impossible, en considérant les *Gnetum* à ce point de vue spécial, de les distraire de ces dernières. — Il semble résulter de l'examen consciencieux que nous venons de faire que les Gnétacées,

prises dans leur ensemble, ne constituent ni un groupe ni une famille déterminée et limitée, mais qu'elles répondent plutôt à un « état organique » et que les trois types qu'elles comprennent, bien que reliés entre eux par certains caractères communs, sont cependant trop éloignés, à d'autres égards, pour donner à croire qu'il existe aucun enchaînement génétique réciproque, aucune descendance des uns par rapport aux autres. Les Gnétacées jalonnent, à de grandes distances, une direction autrefois suivie par certaines fractions de Phanérogames qui, n'étant pas englobées dans les Aciculariées, restèrent cependant distinctes des Angiospermes véritables. Cette catégorie végétale, obscure et subordonnée, ne comprend qu'un petit nombre de rameaux épars. Ce sont ces rameaux auxquels on applique la dénomination commune de Gnétacées, bien que les *Gnetum* représentent le plus récent d'entre eux, le moins écarté de la branche mère des Dicotylées, dont il se pourrait même qu'il eût très anciennement dérivé.

Les *Ephedra* au contraire représentent le plus ancien de ces rameaux; ce sont encore des « corpusculates » ou végétaux à corpuscules. Ils convergent en bas vers les Taxinées et semblent aboutir, au fond du passé le plus reculé, à quelque branche détachée du vieux tronc des Calamodendrées, qui toucherait en même temps par les *Bornia* à la souche des Salisburiées prototypiques. Dans la direction opposée, les *Ephedra* ne manquent pas de points de contact avec le *Welwitschia;* mais ce dernier type n'est déjà plus un vrai « corpusculate », ou du moins ses corpuscules simplifiés sont presque assimilables à des vésicules embryonnaires, et l'on est en droit de soupçonner que des réductions analogues ont dû s'opérer autrefois chez les Phanérogames en voie de transformation qui devinrent ensuite des Angiospermes. S'il en a été réellement ainsi, les corpuscules, tels que nous les connaissons chez les Cycadées et les Aciculariées, y compris les Conifères et jusqu'aux *Ephedra* inclusivement, constitueraient le caractère propre des vraies Gymnospermes. Ces Gymnospermes seraient celles qui une fois parvenues à ce stade y auraient été définitivement confinées. Chez d'autres Phanérogames au contraire, offrant originairement, comme les premières, des ovules nus, ces organes auraient présenté un polymorphisme d'une nature spéciale. Il se serait établi une lutte entre

les cellules mères des macrospores, tendant à s'éliminer mutuellement, et ce mouvement antagoniste aurait amené la réduction finale des macrospores et des corpuscules. C'est de ce processus poussé jusqu'à ses dernières conséquences, que les Angiospermes sont sorties en dernier lieu, comme nous l'exposerons dans le chapitre suivant. Ce processus, aussi bien que l'autre, rattache l'ovule à la macrospore des Cryptogames, mais il tient à une combinaison organogénétique sensiblement différente, en définitive plus complexe et ayant eu pour résultat d'effacer encore plus ce qui existait normalement chez les Cryptogames hétérosporées. En effet, c'est bien la marche constante de l'évolution de réaliser le progrès par des voies détournées et par le fait d'une complexité réelle au fond, en apparence peu significative et difficilement saisissable.

CHAPITRE V

STADE PROANGIOSPERMIQUE REPRÉSENTANT LA COMMUNE ORIGINE DES MONOCOTYLÉES ET DES DICOTYLÉES ACTUELLES

Nous nous proposons d'étudier maintenant la nature des plantes dites Angiospermes, de rechercher leur état originaire, et de déterminer la place que ces plantes doivent occuper relativement aux végétaux du stade gymnospermique. Nous approchons du terme de notre œuvre, puisque nous allons atteindre les familles dicotylées et monocotylées, dernières expressions de l'évolution végétale; mais le problème qu'il nous reste à résoudre est l'un des plus complexes et des plus difficiles : sa discussion exige certains développements et il nous semble même indispensable, pour le formuler clairement, d'exposer encore une fois, dans sa simplicité relative, la loi qui semble régir les destinées de tous ces êtres. Nous saisirons mieux ensuite les vrais caractères des types dont nous aurons à faire l'analyse; et peut-être trouverons-nous dans cette revue rétrospective des aperçus nouveaux d'après lesquels nous pourrons plus nettement définir certains phénomènes morphologiques ou embryogéniques dont l'interprétation divise encore les esprits.

Dans notre premier volume relatif à l'évolution des Cryptogames, nous avons consacré un chapitre à l'exposition rapide des processus des divers groupes du règne végétal. En ébauchant à larges traits les principales voies suivies par les organismes, nous n'avons pas eu l'idée de représenter leur inextricable fourmillement; nous avons voulu montrer seulement la direction générale des courants qui les ont entraînés et signaler les points vers lesquels les diverses familles ont été portées,

dans leur inégale progression. Notre étude ne constitue pas un traité de botanique technique, elle ne comporte par conséquent ni les minutieux détails de structure, ni les descriptions morphologiques approfondies, propres à ces sortes d'ouvrages; mais elle indique la méthode d'après laquelle pourrait être écrite une histoire des plantes qui retracerait les relations génétiques des différentes classes et donnerait la signification exacte de leurs modifications organiques. Aux PROTOPHYTES, nous avons opposé les plantes adaptées à la vie aérienne, les MÉTAPHYTES, chez lesquelles apparaît un système végétatif secondaire, résultant de l'acte sexuel et prenant bientôt une complète prépondérance. Ce système végétatif secondaire est lui-même agame; il produit par simple multiplication les *spores* et peut donc être désigné sous le nom de *Sporogone*. Toute l'histoire de l'évolution végétale semble intimement liée aux destinées de cet appareil *sporogonien*.

L'alternance des générations issues, les unes de propagules, les autres de cellules sexuelles, gardait chez les Algues ou PROTOPHYTES [1] une véritable incohérence. Elle s'est régularisée avec une simplicité saisissante aussitôt que la vie végétale a pris possession de la surface terrestre. Seul, le système végétatif sexué conservait les caractères primitifs; ses actes reproducteurs demeuraient subordonnés aux influences du milieu aquatique. L'appareil végétatif secondaire ou sporogonien, né d'une adaptation nouvelle, n'était point contenu dans son essor par les forces façonnatrices de l'hérédité, et pouvait, en se prêtant à toutes les sollicitations d'un milieu spécial, réaliser des différenciations physiologiques et morphologiques dont l'organisme prothallien, déjà vieilli et plus étroitement fixé, n'était plus capable. La coexistence des deux appareils créait un véritable antagonisme entre le prothalle ou thalle sexué et l'appareil végétatif secondaire sporogonien. Cette lutte comportait des phases diverses. L'organisme végétal se serait éteint ou n'aurait réalisé aucun progrès notable si l'un ou l'autre des deux systèmes avait été complètement éliminé. Le prothalle, simple tissu de cellules, gardait la capacité sexuelle, le sporogone

1. On peut ne pas mentionner ici le groupe des Champignons qui ne comprend que des Algues modifiées par le régime parasitaire.

pouvait acquérir sous l'effet d'une nutrition puissante une structure de plus en plus complexe, réaliser des tissus de cellules transformées en fibres et en vaisseaux, élaborer en abondance des propagules, des spores de diverses sortes, mais dans ces spores étaient contenus et s'étalaient encore en dehors les prothalles primitifs plus ou moins réduits, plus ou moins subordonnés, jamais complètement supprimés. Dans les MÉTAPHYTES primitives, le prothalle lutte avec succès contre le sporogone qui tend à prédominer. Dans un cas au moins, le système sexué primordial, encore vigoureux, trouve dans les stations humides les moyens d'acquérir une végétation permanente. Il façonne des organes de divers genres, les tiges feuillées des Mousses réalisées uniquement avec des tissus de simples cellules, ou bien les édifices délicats de certaines Hépatiques. Il se fixe avec des espèces de radicules, il élabore des sortes de bourgeons caducs. Sous l'influence de cette fougue nutritive, l'acte sexuel tarde à se manifester; il intervient toutefois et détermine la formation d'un sporogone de faible taille, engagé plus ou moins dans les tissus du prothalle, incapable de devenir indépendant et ne persistant pas au delà du moment où ses spores se sont disséminées.

Le phénomène inverse d'une sexualité précoce arrête, chez les Fougères et les plantes similaires, la différenciation du thalle primitif et favorise au contraire les destinées du sporogone qui s'affranchit aussitôt, s'enracine et végète puissamment, tandis que le prothalle qui l'a produit disparaît misérablement. Le prothalle des *Fougères*, des *Equisétacées*, possède cependant encore son autonomie. Il s'enracine après la germination de la spore qui le produit, il donne naissance à des archégones et à des anthéridies dont les fonctions sexuelles demeurent subordonnées à la présence de l'eau, qui sert de véhicule au corpuscule fécondateur. Certains prothalles se différencient de manière à ne produire que des archégones, tandis que d'autres ne portent que des anthéridies; cette spécialisation s'accompagne de modifications qui ont leur siège dans les spores mêmes dont les prothalles dérivent. Les prothalles mâles ne semblent pas exiger autant de substance plastique que les autres. Ils correspondent à des spores dont la masse s'est réduite. La réduction du contenu des spores se manifeste du reste comme une nouvelle phase

de la lutte du sporogone et du système végétatif sexué. Le prothalle est subordonné toujours davantage. Il sera bientôt complètement opprimé et ne pourra plus se produire en dehors de la spore, au point que le sporogone semblera donner naissance directement à un sporogone semblable et que le système sexué interposé ne pourra plus être reconnu que dans l'intérieur des spores demeurées unies à la plante secondaire.

Avec les Lycopodinées, commencent les dernières phases de la subordination et de l'atrophie du prothalle. Le prothalle va demeurer inclus dans la spore. La distinction entre les spores à prothalles femelles (macrospores) et celles à prothalles mâles (microspores) se réalise complètement et la réduction du système végétatif sexué s'accentue rapidement en portant d'abord sur le produit de la microspore. Du reste, bien que la loi qui domine et dirige ces phénomènes d'atrophie soit toujours la même, ses manifestations s'accompagnent dans les familles plus évoluées, chez les Cryptogames hétérosporées supérieures, chez les Gymnospermes ou les Angiospermes, de particularités souvent très complexes et qui diffèrent dans le même groupe, suivant que l'on considère l'une ou l'autre catégorie de spores.

On comprend bien que les destinées des microspores et des macrospores et par conséquent des microsporanges et des macrosporanges aient été régies par des exigences physiologiques totalement différentes. Nous les esquisserons en quelques mots.

Chez la macrospore, la réduction s'est faite d'abord comme une atrophie du système prothallien lui-même. La macrospore ainsi diminuée dans ses productions sexuelles n'était plus assez protégée contre les agents de destruction, aussi tendait-elle à ne plus se détacher du sporogone, adaptation nouvelle que la réduction prothallienne rendait possible. Le macrosporange se différenciait pour protéger la macrospore ou la nourrir, et cette macrospore cessait d'être caduque. A ce moment la réduction organique devait fatalement porter non plus seulement sur le contenu de chaque macrospore, mais aussi sur le contenu du macrosporange, et entraîner par conséquent la diminution du nombre des macrospores, dont la multiplicité n'avait quelque raison que lorsque ces corpuscules étaient caducs et qu'ils étaient exposés à ne pouvoir réaliser tous également leurs fonctions reproductrices.

L'évolution du microsporange et de la microspore répondait à des besoins d'une autre nature.

Les microspores en effet doivent toujours se détacher du microsporange et se disséminer, à la recherche, pour ainsi dire, de la macrospore qu'elles vont féconder. Mais l'organisme végétal s'est adapté de plus en plus à la vie aérienne et les conditions de la fécondation ont dû changer. — L'anthérozoïde n'a bientôt plus rencontré autour de lui le liquide indispensable à sa progression ou plutôt ce liquide ne lui a été dispensé qu'avec parcimonie et d'une façon tout à fait accidentelle. La microspore emportée par le vent dans le vestibule (chambre pollinique) d'un macrosporange a pu, chez certaines Progymnospermes que nous avons étudiées plus haut, germer et produire des groupes de cellules donnant peut-être encore naissance à des anthérozoïdes; mais les anthéridies n'existaient déjà plus comme organes distincts et les anthérozoïdes eux-mêmes allaient disparaître. Chez les Gymnospermes, ce dernier terme de réduction se trouve atteint. Le grain de pollen (microspore) ne produit plus un tissu complexe. Son noyau se divise, mais la segmentation s'arrête. Autour de l'un des deux noyaux dérivés, une petite masse protoplasmatique se groupe, une véritable membrane cellulaire s'organise et sépare la petite cellule, représentant le dernier rudiment du système végétatif arrêté dans sa différenciation, de la grande cellule dont le protoplasma continue les échanges nutritifs et qui correspond à la portion anthéridienne du prothalle primitif. Cette grande cellule se prolonge en un boyau pollinique qui pénètre jusqu'à la macrospore et la féconde sans l'intermédiaire de corpuscules anthérozoïdes, par simple pénétration osmotique de son protoplasme dans celui de la spore femelle. Chez les Angiospermes, les mêmes phénomènes se montrent. La microspore se divise en une petite cellule végétative et en une grande cellule sexuelle, mais la membrane de la petite cellule n'est qu'exceptionnellement rigide et permanente. Elle se détruit d'ordinaire, alors même que la cellule végétative a subdivisé son noyau, de telle sorte que lorsque le boyau pollinique se dégage, le système végétatif du prothalle mâle n'est plus représenté que par une petite cellule fusiforme flottant au sein du protoplasme de la grande cellule sexuelle, ou bien encore par un simple petit noyau. Le contenu de la mi-

crospore n'a conservé qu'un reflet de son ancienne énergie végétative ; il n'est plus susceptible de différenciations histologiques importantes ses enveloppes sans doute ont pu s'adapter par des élaborations organiques peu complexes à des conditions physiques facilitant le transport par le vent ou par les insectes, mais s'il a gardé la capacité fécondatrice, qui était l'essence même et le caractère de sa substance, il a perdu à peu près com-

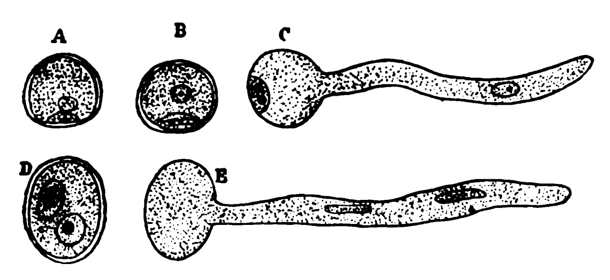


Fig. 90. — *Microspores ou grains de pollen des Angiospermes* au moment de la formation du boyau ou tube pollinique. — A, B et C, grains de pollen du *Butomus umbellatus* avec cellule végétative fixe. — D et E, grains de pollen de *Lathyrus sylvestris*, avec cellule végétative migratrice ; boyau pollinique contenant les deux noyaux des cellules (d'après Elfring).

plètement la propriété d'élaborer des tissus prothalliens. Une dernière remarque est nécessaire. Tandis que la microspore prenait, au cours de l'évolution des Métaphytes supérieures, des caractères nouveaux par suite de l'atrophie progressive de son prothalle inclus, les microsporanges conservaient une grande part de leurs attributs primitifs. Les microspores sont toujours caduques, elles peuvent par conséquent être produites en très grand nombre dans les microsporanges, dont les tissus n'ont pas à subvenir longtemps à la nutrition de ces corpuscules. La fécondation même est subordonnée à cette condition dont la réalisation explique la pluie de pollen des Gymnospermes et l'abondance encore très remarquable de la poussière fécondatrice d'un grand nombre d'Angiospermes.

Ce court exposé nous semble suffisant pour indiquer les caractères principaux de la réduction subie par les éléments prothalliens mâles ou microsporiques. L'appareil femelle a été soumis à la même loi, mais il a dû se prêter à des combinaisons différentes exigées par les fonctions spéciales de la macrospore. Le sens du phénomène est toujours le même ; le prothalle femelle

sortant primitivement de la spore, s'atrophie peu à peu, demeure inclus dans les téguments de cette spore, et finit par être réduit à la cellule prépondérante, dont l'embryon dérive. Mais l'atrophie ne porte point seulement sur le contenu de la macrospore. Tandis que les microsporanges laissent toujours tomber leurs corpuscules, les macrosporanges au contraire ont réalisé promptement une adaptation utile aux destinées de l'embryon. Ils se sont différenciés de manière à protéger et à porter les macrospores, de telle sorte que la réduction devait agir un jour, à l'intérieur du macrosporange, à la fois sur le contenu des macrospores et sur le nombre même de ces macrospores. Il nous suffit de jeter un coup d'œil sur les travaux d'embryogénie phanérogamique, pour reconnaître les effets de ce phénomène tel que nous venons de l'indiquer.

Les macrosporanges des Phanérogames (ovules) montrent d'ordinaire, au cours de leur développement, l'ébauche d'un certain nombre de cellules mères de *macrospores*, mais ces cellules mères elles-mêmes sont arrêtées dans leur prolifération ainsi que dans leur croissance. Les macrospores ne doivent plus se détacher. Elles luttent entre elles et une seule persiste après avoir subordonné toutes les autres, excepté dans quelques cas pour ainsi dire monstrueux de polyembryonie, véritables phénomènes de récurrence atavique dont la signification confirme notre point de vue.

Cette réduction normale du contenu de l'ovule à une seule macrospore (sac embryonnaire) s'est réalisée de diverses manières et suivant des processus essentiellement différents chez les Gymnospermes et chez les Angiospermes.

Nous voyons chez les premières, en étudiant leur développement embryogénique, que plusieurs macrospores s'ébauchent au début dans le nucelle, partie centrale du macrosporange. Ces macrospores sont représentées par plusieurs cellules spéciales. Mais ces ébauches sont promptement effacées. La lutte n'est pas longue; immédiatement, l'une des macrospores prédomine et se développe en absorbant toute la substance protoplasmique, ce que l'on pourrait appeler le *vitellus* nutritif des cellules sœurs qui l'avoisinent. Cette macrospore doit par conséquent posséder encore une capacité façonnatrice assez grande, de telle sorte que chez les Gymnospermes la réduction a porté

plus énergiquement sur le nombre des macrospores que sur le contenu de ces organes.

En effet la macrospore précocement privilégiée des Gymnospermes germe sur place et donne encore naissance à un rudiment de prothalle femelle inclus, dans lequel on reconnaît des cellules végétatives (endosperme) et des archégones (corpuscules).

Il est clair que, par suite de cette adaptation particulière, les Gymnospermes ont dû mieux garder que les Angiospermes, l'empreinte de leur première et commune origine.

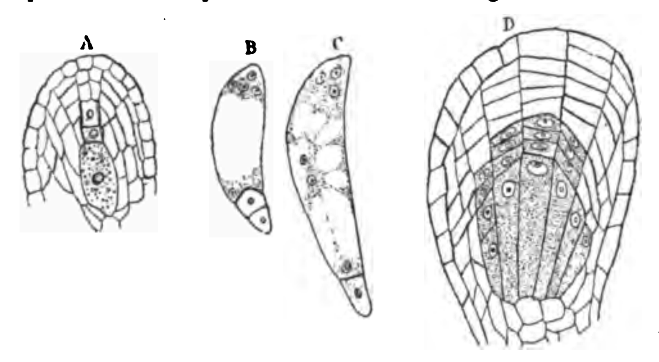


Fig. 91. — *Formation des macrospores ou sacs embryonnaires dans les Angiospermes.* — Cette figure est destinée à montrer la pluralité primitive de ces macrospores, leur antagonisme et l'irrégularité de leur évolution qui détermine la prédominance définitive d'un seul de ces organes. — A, *Cytisus Laburnum* L., montrant le développement de la cellule basilaire de la file unique de macrospores. — B et C, formation du sac embryonnaire du *Primula acaulis;* dans l'un des cas, B, la seconde macrospore se développe en laissant deux anticlines; dans l'autre cas, C, le développement favorise la troisième macrospore et il n'existe plus qu'une anticline. — D, macrosporange de *Rosa livida;* il existe plusieurs files de macrospores dont toutes les basilaires offrent un commencement de développement, jusqu'à la prédominance exclusive de l'une d'entre elles (très fort grossissement, d'après Vesque et Strasburger).

Toutefois, le sens de l'évolution des Angiospermes nous semble facile à définir. Il se dégage nettement à nos yeux des nombreux mémoires publiés sur l'embryogénie de ces plantes et des contradictions apparentes offertes par les observations de savants également habiles et estimés.

Le nucelle macrosporangique des Angiospermes, admirablement protégé, à la fois par ses propres téguments et par la feuille qui le porte, donne naissance dans sa partie sous-épidermique à une cellule mère macrosporique ou à plusieurs cellules mères placées côte à côte (*Ribes*, *Viola*, *Cheiranthus*, *Persea*, *Sempervivum*, certaines *Rosacées*, quelques *Composées*, etc.).

Quelquefois la cellule mère primordiale demeure incapable de se segmenter en cellules de second ordre et joue elle-même le rôle de macrospore en se transformant directement en sac embryonnaire. Le plus souvent les cellules mères se cloisonnent et forment une ou plusieurs files de 2, 3 ou 4 cellules superposées dont l'une seulement se développe d'ordinaire. Mais le rang de cette macrospore privilégiée n'est pas fixe. Le plus ordinairement, le développement favorise la macrospore inférieure de la file. Elle absorbe toute la substance des éléments figurés voisins, et refoule les cellules supérieures qui finissent par disparaître.

Quelquefois l'apport nutritif agit sur la cellule supérieure de la file et un phénomène inverse de croissance refoule les cellules inférieures qui demeurent assez longtemps visibles (anticlines). D'autres fois enfin, la seconde cellule se développe ou bien plusieurs cellules s'accroissent en même temps comme chez les Narcisses, le *Convallaria*, le *Cercis*, comme chez certaines Rosacées; plusieurs macrospores tentent alors de se transformer en sacs embryonnaires, aussi bien que dans le cas où plusieurs séries de cellules mères primitives s'étaient constituées.

On comprend que ces processus si divers aient été d'une étude difficile et qu'ils aient égaré des observateurs préoccupés du désir de les faire tous rentrer dans la même règle. Il est bien établi à nos yeux que l'élaboration des macrospores dans l'ovule des Angiospermes n'a rien de fixe, et qu'elle peut différer d'une famille à l'autre, d'un genre à un autre genre du même groupe. Mais nous ne pourrions croire que cette variété du phénomène fût sans signification. Elle nous indique que chez les Angiospermes primitives, contrairement à ce qui avait eu lieu chez les Gymnospermes, la lutte entre les nombreuses macrospores contenues dans l'ovule dut être longue et variée. On peut dire que chez les Gymnospermes une seule cellule mère macrosporique était immédiatement privilégiée, tandis que chez les premières Angiospermes la concurrence entre les diverses macrospores était assez égale pour que la prépondérance ne s'affirmât qu'au bout d'un certain temps, tantôt à l'avantage d'une cellule, tantôt à l'avantage d'une autre. Tandis que les macrospores opprimées disparaissaient promptement chez les Gymnospermes, elles persistaient quelque temps chez les Angiospermes primitives, de même, par exemple, que chez les animaux nous voyons quel-

quefois une cellule ovulaire se développer au détriment des cellules sœurs voisines, absorber peu à peu tout leur *vitellus* nutritif, tout en conservant fréquemment les restes de ces cellules sœurs sous forme d'éléments foliculaires diversement groupés.

On comprend bien comment cette sorte d'antagonisme prolongé entre les cellules macrosporiques des Angiospermes primitives, par cela seul que ces éléments reproducteurs n'étaient plus caducs et demeuraient enfouis dans les tissus du macrosporange, devait entraîner des difficultés réelles dans la nutrition des diverses parties de l'organe. Chez les Gymnospermes, l'apport nutritif était immédiatement employé à la croissance d'une seule macrospore, qui dès lors était suffisamment favorisée pour façonner des tissus prothalliens d'une structure histologique encore assez compliquée. Au contraire, chez les Angiospermes, la substance plastique amenée à l'ovule, se distribuait entre toutes les macrospores, inégalement sans doute, mais de manière à maintenir chacune d'elles en végétation pendant quelque temps. Ainsi divisé, l'apport nutritif devenait insuffisant pour déterminer dans chaque macrospore primitive, ou dans chaque cellule mère des différenciations histologiques complexes, de telle sorte que lorsque l'une d'elles prenait enfin le dessus, son contenu ne consistait plus qu'en une substance prothallienne incapable de se grouper en un véritable tissu, et dans laquelle l'élément reproducteur n'était plus représenté que par des oosphères dépourvues d'archégones ou de tissu protecteur. Tel est bien le phénomène que nous présente la macrospore d'une Angiosperme monocotylée ou dicotylée, lorsqu'elle est devenue un sac embryonnaire et que l'oosphère s'y ébauche.

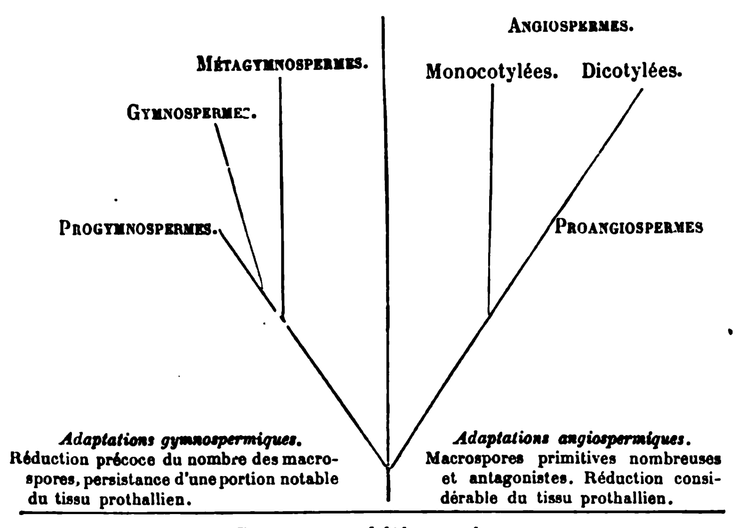
Ce sac embryonnaire est une cellule macrosporique pleine d'un protoplasme dont l'énergie façonnatrice est fortement amoindrie. La segmentation s'y montre comme dans un œuf animal chargé de deutoplasme inerte et dont le protoplasme évolutif ne peut entraîner une segmentation totale. Le noyau primitif de la macrospore se divise en deux; chacun des deux noyaux dérivés occupe l'un des pôles du sac et subit une nouvelle partition. Une dernière division des noyaux se manifeste enfin de telle sorte qu'il existe 4 nucleus dans le haut du sac embryonnaire, et 4 autres noyaux dans le fond du même sac. Le protoplasme de la macrospore n'a pas suivi cette segmentation. Il finit par se grouper

en partie autour de trois noyaux supérieurs et de trois noyaux inférieurs en formant des cellules nues, tandis que le reste de la substance nutritive s'accumule autour d'un autre noyau provenant de la fusion du quatrième nucleus du groupe supérieur avec le quatrième du groupe inférieur.

Dans les trois cellules supérieures, il faut reconnaître les rudiments de la partie sexuée du prothalle, deux synergides, cellules sexuelles accessoires, et une oosphère. Les trois cellules inférieures ou antipodes correspondent à un tissu végétatif rudimentaire. La masse protoplasmatique, groupée autour du noyau du sac embryonnaire, est une substance nutritive en réserve, une sorte de substance végétative non organisée, qui peut cependant, après la fécondation de l'oosphère, prendre un essor nouveau et se constituer en périsperme ou albumen, c'est-à-dire en une sorte de tissu végétatif secondaire. Nous ne pouvions nous dispenser de résumer ces phénomènes qui nous ont entraînés à quelques descriptions techniques. Nous nous sommes contentés cependant d'en indiquer la signification réelle. Les traités récents de botanique donnent à ce sujet tous les détails que les spécialistes peuvent souhaiter. Nous nous plaçons ici à un point de vue particulier qui nous a permis de distinguer peut-être d'une manière plus exacte que nos devanciers les caractères de cette réduction prothallienne des Angiospermes. Elle se montre maintenant à nous comme une dernière phase de l'évolution végétale.

Les Angiospermes sans doute possèdent des liens de parenté atavique avec les Gymnospermes, mais nous ne pouvons les considérer comme s'étant détachées à un moment quelconque du rameau gymnospermique proprement dit. Leur embryogénie présente des adaptations particulières. Tandis que la prédominance précoce d'une seule macrospore fut pour les Gymnospermes l'occasion d'une évolution rapide, il semble que l'antagonisme des macrospores d'un même ovule d'Angiospermes, réduisant les parties accessoires de l'embryon, ait été une cause d'infériorité primitive pour les plantes qui en étaient le siège, de sorte que les Angiospermes durent, pendant quelque temps, être subordonnées aux Gymnospermes, jusqu'au moment où l'équilibre s'étant établi elles se prêtèrent à des différenciations morphologiques et organographiques nouvelles.

De toutes manières, nous voyons bien que Gymnospermes et Angiospermes forment deux rameaux issus d'un même fond commun de Cryptogames hétérosporées, mais deux rameaux engagés dès l'origine dans des directions divergentes. Nous pouvons représenter graphiquement ces idées.



Cryptogames hétérosporées.

L'exposé que nous venons de faire est peut-être trop technique. Il ne sera suivi dans tous ses détails que par les personnes familières avec les questions les plus délicates de la science botanique; mais en tous cas une notion simple s'en dégage, assez nette, croyons-nous, pour être comprise de chacun : les phénomènes embryogéniques des plantes Angiospermes indiquent avec certitude la position exacte que ces êtres occupent dans le monde végétal, à côté des Gymnospermes et au-dessus des Cryptogames hétérosporées. De plus, ces mêmes phénomènes de développement du sac embryonnaire, étudiés jusque dans leurs plus minutieux détails, nous démontrent que les Monocotylées et les Dicotylées ne représentent que deux groupes secondaires du même embranchement. En effet cet antagonisme typique des cellules mères de macrospores, s'offre aussi bien chez les Monocotylées que chez les Dicotylées. Le sens du phénomène est

absolument le même dans les deux classes, et nous pouvons même ajouter que, bien souvent, l'embryogénie d'une Monocotylée présente plus d'analogie dans les points secondaires avec le développement d'une Dicotylée qu'avec celui d'une plante de sa propre section. Ces particularités ont aux yeux des partisans de la théorie évolutive une importance considérable et une signification indiscutable. Elles indiquent que les Monocotylées et les Dicotylées ont traversé un stade commun durant lequel leur parenté était encore plus intime que de nos jours. D'ailleurs si, laissant de côté les processus embryogéniques, nous considérons la morphologie générale des Angiospermes, la même conclusion s'impose à nos recherches. Nous reconnaissons aisément que les plantes comprises dans les deux classes de l'embranchement, malgré certaines différences, dont la plus grave consiste dans la structure des annexes de l'embryon, possèdent en commun un ensemble de caractères importants, trop nombreux pour ne pas dénoter une même origine et une séparation relativement récente entre les végétaux qui les offrent. Toutes les Angiospermes portent des carpelles, des étamines, des pétales analogues, produisent des fruits presque semblables. Si les anatomistes distinguent des différences, dans la forme habituelle des feuilles, dans leur mode d'insertion sur la tige, dans la structure intime de cette tige, il est naturel de faire observer que ces différences d'importance secondaire ne peuvent masquer l'intime parenté révélée par l'embryogénie, et que d'ailleurs nous devons admettre que les Angiospermes actuelles n'ont pas revêtu dès l'origine les caractères morphologiques qu'elles possèdent aujourd'hui, que leurs organes ont dû se façonner progressivement en modifiant plus ou moins, suivant les types, les appareils primitifs du groupe ancestral.

On voit que nous sommes amenés à admettre un stade « proangiospermique », un état inaugural des plantes à ovaire, durant lequel les Monocotylées et les Dicotylées n'étaient pas distinctes les unes des autres ou n'étaient séparées encore que par de faibles nuances. Nous voulons essayer de reconstituer les caractères morphologiques de ces Angiospermes primitives. L'embryogénie nous a déjà montré que leurs macrosporanges possédaient au début un nombre plus considérable de macrospores fertiles, dont une seule devait en fin de compte prédominer. Il nous reste

à rechercher quels devaient être le port et les attributs morphologiques de ces Proangiospermes. Nous devons suivre les modifications que leurs organes appendiculaires ont pu subir, les transformations que leurs organes reproducteurs ont éprouvées. On comprend bien qu'entre les Cryptogames hétérosporées et les Angiospermes actuelles, dont la diversification et la propagation ont subordonné tous les autres types du règne végétal, il y ait place pour des évolutions organiques et morphologiques importantes et cet autre point de vue nous ramène encore à l'idée d'un stade intermédiaire, d'un état proangiospermique. Nous ne saurions taire que le sujet est absolument nouveau sous la forme que nous lui donnons et qu'il offre une foule de côtés obscurs. Nous l'aborderons avec réserve, en suivant rigoureusement les indications de la méthode embryogénique dont les zoologistes se sont servis avec tant de succès. Nous admettrons en principe que toute structure organique, que toute combinaison de parties associées en vue de fonctions déterminées, possédées à la fois par les Monocotylées et les Dicotylées, ont dû exister dans la souche dont ces deux groupes se sont détachés.

En recherchant ce fond commun, nous devrons nous attacher à définir pour chaque système organique quelle est la partie importante, quel est le caractère primitif, dans quelle mesure les évolutions subséquentes ont pu les modifier.

Nous arriverons nécessairement par cette voie à atténuer les divergences, au premier abord si accentuées, entre les deux sections principales des Angiospermes et nous verrons peu à peu se dégager à nos yeux le type ancestral dont la reconstitution nous est imposée. Nous avons hâte de sortir des considérations générales et d'aborder l'étude détaillée du problème.

La détermination des caractères de l'appendice primitif des Angiospermes doit nous occuper en premier lieu. La feuille se montre dans les types actuels des plantes Dicotylées et Monocotylées comme un organe très polymorphe, complexe dans sa structure et très variable d'ailleurs dans toutes ses parties. Les Dicotylées nous le présentent arrivé au terme de ses différenciations, avec une base parfois engainante, des stipules, un pétiole, un limbe souvent décomposé en folioles secondaires d'une délicatesse extrême. La feuille des Monocotylées, alors qu'elle con-

siste comme dans les *Yucca* en une sorte de lanière, engainante à la base, semble avoir gardé des caractères plus primitifs; mais, dans la même classe, les Aroïdées et les *Smilax* portent des appendices foliaires tout aussi compliqués que ceux des Dicotylées et établis presque d'après le même plan. Il serait bien peu rationnel de supposer que de tels organes se soient façonnés brusquement avec toutes leurs parties et qu'ils aient garni, sous leur apparence actuelle, la tige des Angiospermes primitives. Les Proangiospermes portaient-elles des feuilles analogues à celles de nos grands arbres, ou bien des feuilles de Monocotylées? Nous ne pouvons résoudre cette question qu'à l'aide d'une série de recherches spéciales.

Nous remarquerons en premier lieu que, malgré leurs caractères différentiels habituels, les feuilles des Monocotylées peuvent quelquefois être confondues avec des feuilles de Dicotylées. Elles offrent suivant les types des traces de modifications assez importantes. Il y aura donc lieu de déterminer quelle est la région de l'appendice au détriment de laquelle ces modifications s'effectuent; quelle est, pour ainsi dire, la portion fondamentale de la feuille. Un moyen certain nous est offert d'arriver à une solution positive. Au milieu du polymorphisme extrême de l'organe appendiculaire, variable aussi bien dans les Monocotylées que dans les Dicotylées, l'étude de la feuille arrivée à son entier développement ne nous donnerait aucune notion nouvelle; aussi nous suivrons l'évolution de cette feuille chez divers types, en recherchant en elle les parties qui se manifestent les premières et les transformations qu'elles éprouvent. Par une méthode semblable et dans une branche voisine de la science naturelle, les zoologistes ont su déterminer, par l'étude du développement, la forme nauplienne commune à tous les crustacés, aux cirripèdes aussi bien qu'aux écrevisses, ou bien encore le type ancestral des batraciens.

Nous nous adresserons immédiatement à des types caractérisés par des appendices foliaires très complexes, mais en même temps à des plantes vulgaires à l'aide desquelles le lecteur pourra aisément suivre les divers points de notre étude.

Parmi les Légumineuses, les fèves ou les pois chiches portent des feuilles composées, c'est-à-dire des appendices dont le limbe est subdivisé au-dessus d'un pétiole embrassant plus ou moins

la tige et assisté de petites expansions foliacées appelées stipules. Pour reconnaître le mode de formation de cet appendice complexe, nous ne l'examinerons pas naissant d'un bourgeon au sommet d'un vieux rameau ; nous le suivrons à partir de la germination de la plante, lorsque la tige se dégage au-dessus des cotylédons. La figure 92 nous montre sur cette jeune tige, en A, deux premières feuilles disposées d'une manière très caractéristique et dont la structure est bien différente de celle des feuilles définitives. Elles consistent en de larges gaines embrassant une portion de l'axe, assez différenciées déjà pour présenter sur les bords des denticules et terminées par un mucron, plus accentué dans la seconde feuille que sur la première. Au troisième nœud l'appendice s'est déjà transformé. La pointe de la gaine s'est allongée sous forme d'un pétiole portant un limbe décomposé en folioles, tandis que la lame de la gaine primitive s'est étalée latéralement pour former deux expansions stipulaires. A mesure que la tige s'allonge, les portions primitives de l'appendice diminuent d'importance et l'organe développé par différenciation du mucron terminal se complique graduellement; mais il est évident que pétiole et folioles sont des organes formés secondairement et succédant à un appendice plus simple, à une sorte de gaine qui doit retracer, plus fidèlement que la feuille adulte, la structure fontamentale de l'appendice. Cette première notion doit être confirmée et étayée par d'autres faits de même signification.

A côté de la jeune tige de pois chiche, la même figure, en B, reproduit un jeune pied de chêne rouvre, dont la germination s'est faite dans un fourré humide. Immédiatement au-dessus des cotylédons, se trouvent étagés trois appendices primitifs ayant la forme d'écailles, engainantes à la base et lancéolées. Plus haut ces écailles se sont transformées. Leur lame s'est bilobée et s'est disposée en deux prolongements minces en avant du mucron médian qui terminait l'écaille à son sommet. Ce mucron s'allonge en une languette, point de départ d'une différenciation secondaire. Une expansion foliacée de nouvelle formation réalise le limbe de la feuille définitive du chêne, tandis que la gaine ou écaille primitive n'est plus représentée que par deux petites stipules d'une durée très limitée. On voit que cette évolution concorde d'une manière parfaite avec celle

de la feuille de Légumineuse. Nous trouverions cette même succession organique dans les types de végétaux les plus divers. Quittons la classe des Dicotylées et adressons-nous à une Monocotylée, à l'Asperge commune par exemple, si transformée dans ses organes végétatifs. La tige qui sort de la graine (voy. la figure 92) porte des appendices squammiformes, embrassant l'axe



Fig. 92. *Présence des appendices foliaires primitifs à la suite de la germination, dans trois types d'Angiospermes.* — A, *Cicer arietinum* L., portion d'une tige jeune. — B, *Quercus pubescens* Wild., plantule adhérente encore au corps de la graine par la base cotylédonaire. — D, *Asparagus officinalis* L., plantule.

sur lequel ils s'étagent. A une certaine hauteur, des rameaux filiformes, des cladodes, naissent à l'aisselle de ces feuilles primitives qui persistent quelque temps, puis disparaissent sans avoir subi les différenciations subséquentes que le chêne ou le

pois chiche nous montraient. Ici, quoique subordonné et comme fugitif, l'appendice primitif semble garder complètement sa structure ancestrale. Si, au lieu d'examiner la tige de l'Asperge à sa germination, nous considérons ses pousses aériennes de prin-



Fig. 93. — *Évolution de l'appendice primitif conduisant à la feuille normale sur une pousse de Rosacée.* — A, jeune rameau observé sur un rosier de Bengale. — B, écaille gemmaire isolée. — C, D, développement graduel de la feuille définitive par l'apparition et l'extension du pétiole et du limbe, représenté ici par les folioles. A est légèrement diminué; B, C et D ont à peu près leur dimension naturelle.

temps, ou bien celles des Ruscus, nous retrouverions encore l'appendice en forme d'écaille engainante, plus large et plus développée dans toutes ses parties. Dans le *Ruscus hypoglossum*, la pousse se détache du rhizome sous forme d'une tige simple,

non encore ramifiée, sur laquelle les nœuds sont indiqués par de fortes écailles. Ces feuilles primordiales sont largement engainantes et terminées par un petit mucron. Elles sont parcourues par plusieurs nervures longitudinales très fines, rattachées les unes aux autres par des aréoles transverses irrégulières. L'organe séparé de son point d'attache nous frappe par sa ressemblance avec un sépale ou un pétale. Il rappelle encore à notre esprit certains appendices réduits, les écailles de bourgeons ou les bractées des Dicotylées et il nous inspire l'idée que ces appendices particuliers, faussement considérés dans les Traités comme des *différenciations secondaires* de la feuille complexe, ne sont au contraire que des organes arrêtés dans leur développement et qui, par une sorte d'atavisme, nous retracent les dispositions et la structure de la feuille primitive des Angiospermes.

Le sujet semble s'éclairer d'un jour inattendu; mais des conclusions seraient prématurées et nous devons continuer notre enquête. Nous venons de parler de feuilles gemmaires. En les étudiant, nous retrouverons, si la méthode qui nous guide est exacte, des faits de même nature que ceux offerts par les appendices primitifs des jeunes tiges, puisque en définitive il s'agit encore de la formation d'un rameau nouveau.

Nous avons sous les yeux une jeune pousse latérale de rosier. Le bourgeon qui la contenait a pris tout son développement, et ses divers appendices sont étagés sur l'axe qui en résulte. A la base, les premières feuilles, celles qui formaient l'enveloppe protectrice extérieure, sont de larges écailles vaginales dont la partie médiane est occupée par un faisceau de fibres et de vaisseaux aboutissant au sommet de l'organe à un petit mucron. Le limbe se prolonge en deux lamelles, des deux côtés, au-dessus de cette pointe. Graduellement, dans les appendices plus élevés, le mucron se prolonge en un pétiole, puis les faisceaux fibro-vasculaires s'étalent en formant la trame d'une série de folioles. L'appendice primitif vaginal est du moins encore nettement représenté par une région stipulaire assez dévelopée et permanente. On interprétera de deux façons, au gré du lecteur, cette évolution de la feuille du rosier. On pourra dire que les écailles externes du bourgeon se sont constituées à l'aide d'appendices primitifs non encore transformés; on acceptera

peut-être de préférence l'idée que les écailles gemmaires représentent des feuilles arrêtées dans leur développement et dont la base seulement s'est constituée, reproduisant ainsi une disposition ancestrale. Dans les deux cas, nous serons dans l'obligation de reconnaître que pétiole, folioles ou limbe, ne sont que des parties secondairement acquises et que l'organe fonda-

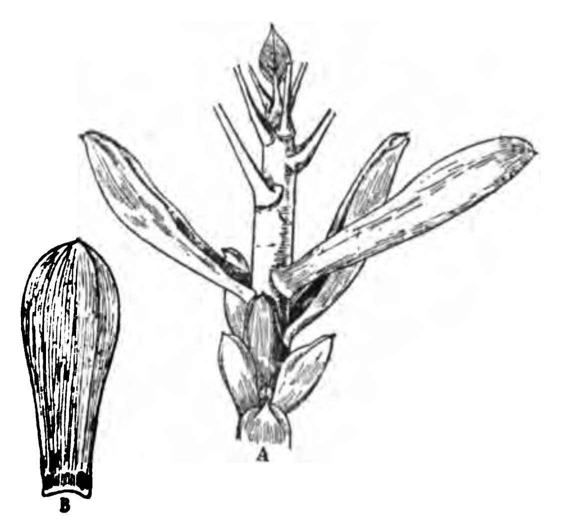


Fig. 91. — Jeune pousse d'*Aralia nymphexfolia* montrant les appendices foliaires primitifs sous forme de lames amplexicaules avec mucron terminal. — A, jeune pousse diminuée de moitié. — B, écaille figurée à part et correspondant à l'appendice foliaire primitif, non encore différencié.

mental est la gaine, ou la région stipulaire. Dans le bourgeon de tous les types de Rosacées, même chez ceux dont les stipules sont caduques, cette partie vaginale est visible. Nous la reconnaissons chez les Térébinthacées elles-mêmes qui passent pour être dépourvues de stipules. Fréquemment les pousses printanières du *Pistacia terebinthus* montrent, au-dessus de petites écailles gemmaires promptement caduques, des gaines terminées par un mucron qui correspond à un futur pétiole. Plus haut, les premières feuilles ont un pétiole bordé, engainant à sa base, et accompagné de deux petites lames, véritables expansions stipulaires.

Certaines plantes, les *Aralia* principalement, qui ont conservé à d'autres points de vue encore des caractères primitifs, nous

offrent avec une netteté particulière cette modification intéressante des feuilles reproduisant par régression, les traits des appendices fondamentaux. Chez un *Aralia nymphexfolia*, le bourgeon terminal atteint un développement très considérable. Il s'ouvre brusquement et laisse se dégager une pousse qui s'allonge rapidement et sur laquelle les écailles gemmaires très grandes végètent assez longtemps. La série de ces pièces est très instructive. Les plus basses montrent au sommet d'une large gaine un petit limbe qui fait défaut sur les autres appendices. Ceux-ci sont de belles lames amplexicaules, dont le limbe, un peu rétréci à la base, s'arrondit ensuite et se termine par un petit mucron. De fines nervures parallèles à peine anastomosées le parcourent. L'organe pourrait être pris pour un appendice de Monocotylées normales. Il reproduit aussi tous les traits d'une pièce du périanthe de certaines fleurs, d'un sépale ou même d'un pétale.

Si nous nous adressons à une autre espèce du même genre, à l'*Aralia Sieboldii*, du Japon, les mêmes particularités se présentent. Les grandes feuilles palmées de cette forme gardent à la base les restes de la gaine très reconnaissables. Autour des bourgons, et principalement des bourgeons à inflorescences, cette partie vaginale prend un développement relatif de plus en plus considérable et finit par subordonner le pétiole et le limbe, qui disparaissent complètement dans les pièces externes. Chez notre lierre les mêmes caractères sont appréciables quoiqu'un peu plus effacés. Sur les inflorescences, de petites écailles bractéales représentent encore les appendices primitifs.

Mieux que l'élaboration d'un axe végétatif, l'acte physiologique qui préside à la formation d'un axe floral, arrête d'ailleurs la différenciation morphologique des appendices.

Les feuilles les plus compliquées font alors place à des pièces qui se simplifient plus ou moins brusquement, sur lesquelles le limbe et le pétiole ne se forment plus, tandis que la région vaginale reprend ses dispositions primitives. Il nous suffit de mentionner les pièces de l'involucre d'un artichaut. — Les livres étaient pleins d'exemples de cette nature, il y a déjà longtemps, à une époque où personne ne songeait au transformisme, mais où les botanistes s'attachaient à suivre les métamorphoses des feuilles entrant dans la composition de la fleur. Le pied d'Hellé-

bore, au moment de sa floraison, a été figuré bien souvent et demeure certainement l'un des exemples les plus classiques. — Il nous fournit de nouveaux arguments pour la thèse que nous soutenons et indique que les membres du périanthe correspon-

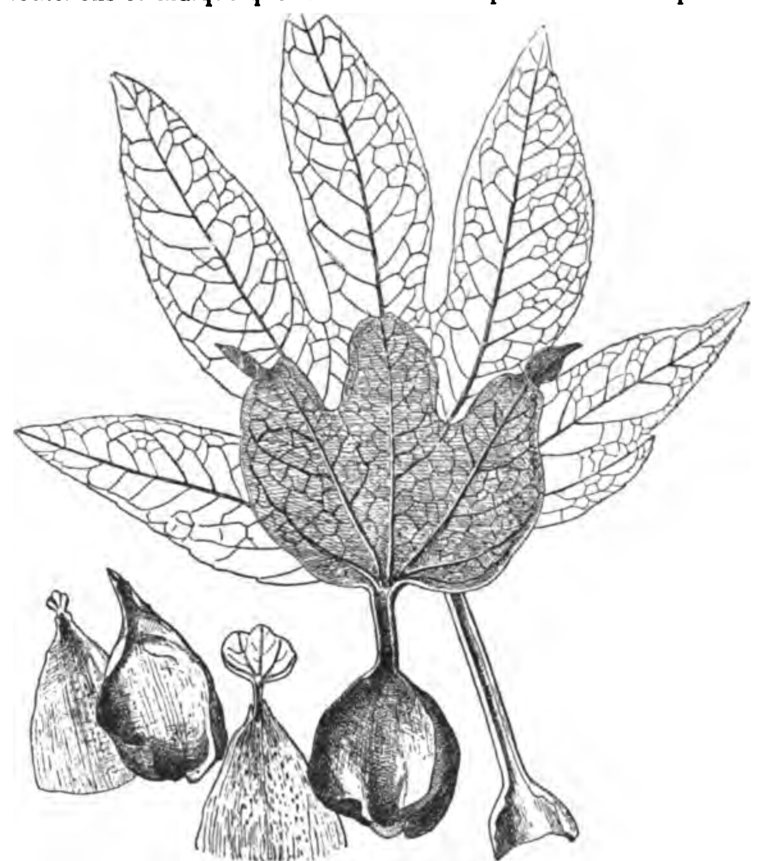


Fig. 95. — Organes appendiculaires de l'*Aralia Sieboldii*, montrant les termes de transition entre l'écaille gemmaire, supposée identique à l'appendice foliaire primitif, et la feuille définitive. — Figures diminuées de moitié.

dent bien réellement à ces pièces vaginales que nous considérons comme retraçant la physionomie des appendices foliaires primitifs des Angiospermes.

Nous ne voudrions pas entasser sans utilité les faits de même nature, mais il nous semble nécessaire de compléter notre étude

par l'examen rapide d'une catégorie de types que nous avons seulement effleurés jusqu'ici; nous voulons parler des Monocotylées. Mieux encore que les espèces de la classe voisine, ces plantes ont conservé les traits de l'appendice primitif, tel que nous le concevons et que nous croyons l'avoir retrouvé dans les pièces vaginales amplexicaules. — Nous l'avons indiqué à propos des pousses d'Asparaginées. Mais une foule de Monocotylées ont leurs feuilles réduites à cette simple partie vaginale, tantôt purement bractéiforme, comme chez les Restiacées, et constituant autant de fourreaux, autour des nœuds, tantôt disposée en glaive, en gouttière ou en expansion lamellaire, plutôt amplexicaule que complètement engainante. Tel est le cas des feuilles des *Yucca*, de celles des *Dracæna* du type *Draco*, de celles des Broméliacées, Iridées, etc.

Il est incontestable que les Monocotylées ont gardé dans bien des cas, sans modifications importantes, la feuille primitive. Cet appendice s'est seulement allongé dans les types que nous citons. Mais en réalité, la partie vaginale d'une feuille de Dicotylée correspond absolument à cette feuille de Monocotylée. La gaine d'une Ombellifère, telle que le fenouil commun par exemple, est plus importante comme développement et comme fonctions, que son limbe de formation subséquente. Le limbe réduit à de petites nervures est, dans ce groupe de Dicotylées, aisément subordonné, et, dans les *Eryngium*, il peut faire absolument défaut. On se rappelle l'étonnement produit sur les spécialistes par le curieux *Eryngium bromeliæfolium* dont les feuilles retracent dans tous leurs détails celles des *Bromelia*, des *Yucca* ou des *Aloe*. Nous nous trouvons ici en face d'un phénomène intéressant de régression ou de convergence. Il est naturel de rencontrer une Dicotylée prenant la feuille d'une Monocotylée puisque les Dicotylées possèdent, dans tous les cas, une portion appendiculaire exactement homologue de celle qui constitue en entier la feuille des Monocotylées et qui correspond à l'appendice foliaire du type ancestral dont les deux classes sont issues.

D'ailleurs si quelques Dicotylées peuvent revêtir l'aspect des Monocotylées en se couvrant de leurs feuilles, nous savons que les Monocotylées n'ont pas toutes conservé les appendices primordiaux et qu'elles ont été susceptibles, dans ces organes, de différenciations secondaires souvent analogues à celles que nous

avons suivies chez les Dicotylées. — Examinons par exemple une Scitaminée, telle que le *Canna indica* ou Balisier; nous y reconnaîtrons aisément les trois éléments constitutifs d'une feuille complexe et définitive : une partie vaginale inférieure, correspondant à l'organe primitif; une partie médiane rétrécie en pétiole, correspondant au sommet de la gaine et résultant de la convergence de ses nervures longitudinales; enfin un limbe supérieur provenant de l'épanouissement des faisceaux fibro-vasculaires de la nervure médiane. Plus haut, en remontant vers la hampe florale qui couronne la tige, on peut voir le limbe foliaire s'amoindrir, le pétiole s'effacer et finalement la partie vaginale persister seule, en revêtant une consistance plus membraneuse, et faire l'office de bractée.

Une autre Scitaminée, le *Strelitzia reginæ*, nous offrirait les mêmes particularités. Nous distinguerions encore mieux l'importance de la partie vaginale constituant à elle seule les premières feuilles de la plante, terminées par une pointe aiguë correspondant à la région d'où se détachent les parties secondaires, pétiole et limbe.

On voit que l'évolution organique a été, chez ces Monocotylées, de même nature que chez les plantes de l'autre classe. Le limbe s'est seulement constitué en revêtant une forme lancéolée spéciale et en disposant ses nervures d'une manière plus simple. Chez les Aroïdées, les mêmes faits se répètent, ainsi qu'on peut le reconnaître en examinant les principaux organes d'un *Colocasia*. Ici, les premières feuilles sont d'abord simplement vaginales; le limbe qui naît subséquemment à leur sommet, se réduit ensuite de nouveau sur la hampe florale, dont la spathe n'est qu'une légère modification de l'appendice primitif. Dans les *Arum* proprement dits, le limbe, différencié sur la gaine, se rapproche davantage encore de la feuille définitive d'une Dicotylée; mais nous trouvons, d'une manière bien plus complète, les divers processus de cette évolution secondaire de la feuille chez une Monocotylée voisine des asperges, le *Smilax*. Examinons un jeune rameau en voie de développement. Il naît à l'aisselle d'une feuille très complexe, dans laquelle on voit une portion basilaire vaginale totalement engainante. Les deux bords de la gaine se prolongent en vrilles, tandis que le mucron médian s'est développé en un pétiole épineux surmonté par un

limbe véritable de Dicotylée. — La feuille complète est donc bien ici établie sur le même plan de structure que celle d'une plante de l'autre catégorie.

Les analogies peuvent être suivies plus loin : sur le jeune rameau secondaire en voie de croissance de ce même *Smilax*, l'appendice est frappé d'arrêt de développement, comme chez un rosier ou un *Aralia*. La première feuille est une lame amplexicaule, dont les bords sont en contact et se soudent après avoir embrassé la tige. Cette gaine peut être déroulée et détachée. Elle montre alors son mucron terminal médian et les deux petites saillies latérales stipulaires. Sur le nœud suivant, la gaine, véritable appendice foliaire primitif, n'embrasse plus complètement le rameau; son mucron terminal s'allonge en pétiole et porte déjà un petit limbe, tandis que les bords de la gaine se transforment en vrilles stipulaires. A mesure que le rameau s'accroît, les proportions relatives de ces diverses parties changent complètement. Les régions de nouvelle formation, c'est-à-dire celles qui sont nées au sommet de la gaine, le pétiole et le limbe, prennent un grand développement, tandis que l'appendice primitif ne se montre plus que sous forme d'une gaine stipulaire assez réduite, à la base de la feuille définitive.

Ici la plante Monocotylée a élaboré une feuille secondaire établie d'après le plan de structure d'un organe de Dicotylée. D'autres Monocotylées ne conservent pas mieux que le *Smilax* l'appendice primitif des Proangiospermes, mais réalisent, d'après le même processus évolutif, des feuilles secondaires d'un type spécial. Tel est le cas des Graminées. Nous ne pouvons pas tout figurer, ni tout décrire; ce chapitre prendrait des proportions exagérées et nous devons revenir d'ailleurs plus loin sur ces diverses questions à propos de l'étude spéciale de chacune des deux classes d'Angiospermes. Il nous faut cependant marquer les points principaux.

Si nous observons une pousse de bambou ou de roseau, nous voyons que les premiers appendices sont de larges gaines, qui déjà se montrent sur l'axe souterrain ou rhizome. Ces gaines correspondent aux organes primordiaux que nous avons signalés dans tous les types précédents ; mais leur structure est un peu différente. Le mucron terminal, susceptible de se différencier en une expansion appendiculaire de second ordre, n'est pas, chez les

Graminées, exactement sur le prolongement de la lame vaginale. Il est formé par une émergence de faisceaux, qui se détachent à la face externe, un peu au-dessous du bord supérieur. — Sur la figure que nous donnons ci-dessous, il est possible de reconnaître que ce mucron dorsal s'allonge en lanière parcourue par des

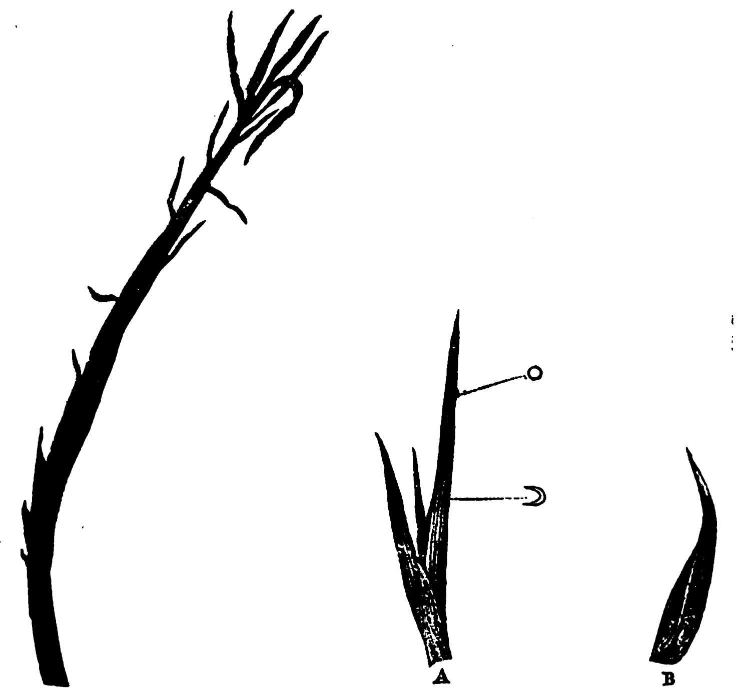


Fig. 96. — *Evolution de l'appendice foliaire primitif chez les Monocotylées.* — Jeune pousse de Bambou montrant la formation progressive de la feuille rubannée à l'extrémité supérieure de la gaine (dimension très réduite).

Fig. 97. — Feuilles primordiales du *Nipa fruticans.* — A, feuilles groupées d'une jeune plante dans leur situation naturelle. La coupe canaliculée dans le bas, cylindrique supérieurement, de l'une de ces feuilles se trouve indiquée. — B, feuille figurée isolément (dimension très réduite).

nervures parallèles, et s'accroît à mesure que l'on considère des appendices situés plus haut sur la tige. Lorsque la pousse est plus avancée, les premiers appendices, les gaines basilaires se détachent; les organes plus élevés au contraire se développent toujours davantage et se montrent composés d'une partie vaginale très importante encore, surmontée d'un limbe de seconde

formation différant comme aspect et comme structure de celui des Dicotylées, mais tout à fait homologue. Le mode de formation de ce limbe ensiforme des Graminées, aux dépens d'un mucron dorsal et non terminal, permet à la gaine de persister au-dessus de l'insertion du limbe, sous forme d'une petite colerette appelée « ligule ».

Chez divers Palmiers, tels que les *Chamærops*, le pétiole, correspondant à une véritable gaine allongée, se termine aussi par une sorte de ligule au-dessous de laquelle s'insère à la face externe un limbe secondaire étalé en éventail.

Dans d'autres types de la même famille, tels que les *Chamædorea*, les *Caryota*, etc., le pétiole offre bien plus nettement les caractères d'une gaine. D'ailleurs cet appendice ancestral est le premier qui se manifeste à la germination (voir les figures 97 et 109), aussi bien chez les espèces du type des Palmiers vrais (*Chamærops*, etc.) que chez les formes aberrantes du genre *Nipa*.

Les frondes de ces Monocotylées, bien particulières dans leur structure, ne sont réellement que des organes de seconde formation comme les feuilles des Dicotylées ou celles des *Smilax*, des Aroïdées, etc. Sur les axes floraux des Palmiers, les spathes et les écailles bractéales reparaissent encore, comme à la germination, pour rappeler à notre esprit l'organe primordial dans sa simplicité caractéristique.

Nous ne pensons pas qu'il soit utile de pousser plus loin cette démonstration. Le lecteur aura compris la signification des parcularités de structure que nous venons d'énumérer et il n'hésitera pas d'admettre avec nous que les Angiospermes ancestrales, les Proangiospermes, devaient porter des appendices analogues à ceux que nous retrouvons amoindris ou masqués dans les divers types actuels, c'est-à-dire des feuilles entières, rubannées, plus ou moins allongées, amplexicaules à la base, atténuées au sommet qui se terminait par un petit mucron, point de départ des différenciations secondaires subséquentes. Ces feuilles étaient parcourues par des nervures longitudinales, plus ou moins serrées, anastomosées à l'aide de nervilles transverses; mais elles ne présentaient pas de concentration des faisceaux sous forme de nervures primaires et secondaires, distribuées en réseau veineux. La nervation pouvait être quelquefois aréolée comme celle de certaines bractées.

Les plantes Monocotylées, au cours de leur évolution spéciale, ont conservé, mieux que tous les autres types, la structure de ces feuilles primitives des Proangiospermes. Elles ont toutefois élaboré des parties nouvelles, des limbes secondaires au sommet de l'appendice engainant, mais la portion vaginale a gardé, dans cette classe, des proportions considérables et une importance notable.

Les Dicotylées, au contraire, se sont détachées de la même souche proangiospermique, douées d'une tendance très accentuée aux différenciations organiques. Le sommet de l'appendice primitif s'est promptement allongé chez les plantes de cette classe pour former un pétiole et un limbe. Ces parties nouvelles ont bien respecté quelquefois la région vaginale, mais elles devaient, le plus souvent, la subordonner totalement, au point que, dans la plupart des cas, l'appendice ancestral n'est plus représenté que par une petite portion engainante du pétiole, par des expansions stipulaires fort réduites, ou bien encore par une lame soudée avec la tige, le pétiole semblant alors naître directement de l'axe. — De toutes manières, si la feuille des Dycotylées ne reproduit plus qu'exceptionnellement (*Eryngium*) dans les familles actuelles l'appendice des Proangiospermes, cet organe reparaît dans les plantes de ces mêmes familles toutes les fois que l'on considère des parties appendiculaires arrêtés précocement dans leur différenciation par des adaptations spéciales, c'est-à-dire les écailles des bourgeons ou bien les pièces des axes floraux.

On comprend que ces adaptations de l'appendice primitif aient dû se réaliser très anciennement, au cours de l'évolution des premières Angiospermes. La fleur est incontestablement un appareil commun aux Monocotylées et aux Dicotylées, et les parties qui la constituent ont dû se façonner antérieurement à la divergence des deux classes, au moment du stade proangiospermique, c'est-à-dire chez des types végétaux dont les feuilles, non encore différenciées, consistaient seulement dans ces lames vaginales amplexicaules que nous avons décrites. Ce point de vue suffirait pour expliquer la structure élémentaire des bractées, des sépales et des pétales, dont les traits fondamentaux sont exactement calqués sur ceux de la gaine ou de l'écaille gemmaire. Le mucron terminal est souvent reconnaissable et la nervation est identique. Le passage de la bractée au pétale est

d'ailleurs parfaitement ménagé. Sans doute cette disposition primitive n'est pas constante. Elle est apparente dans diverses fleurs, dans celles des Magnoliacées, de plusieurs Renonculacées, des Nymphéacées, par exemple ; elle s'efface dans la plupart des cas par suite des différenciations subséquentes que les pièces du périanthe ont subies dans leur adaptation aux causes multiples et diverses de la fécondation. Mais dans le façonnement d'un calice ou d'une corolle irrégulière, presque toutes les parties réalisées dérivent des transformations d'un appendice foliaire réduit à la portion vaginale primitive, dépourvue de pétiole et de limbe.

Les feuilles sexuées, microsporangifères et macrosporangifères, étamines et carpelles, n'ont pas une autre origine. Elles se sont évidemment constituées chez les Proangiospermes à l'aide de l'appendice primitif portant, dans l'un des cas, des loges à pollen promptement limitées à quatre, parallèlement étendues dans le sens de la longueur, sur la face supérieure de l'organe ou vers le bord de cette face en ce qui concerne la paire extérieure. Dans le second cas au contraire, l'appendice primitif élaborait des ovules ou macrosporanges, généralement pédicellés, naissant en nombre illimité et variable sur l'étendue entière de la face supérieure de l'organe ou seulement insérés le long de sa marge, jusqu'au moment où les bords de la feuille carpellaire, en se repliant, se rejoignant ou même faisant retour en dedans, abritèrent les ovules dans une sorte de loge fermée ou ovaire correspondant à la lame de la gaine originaire. Le mucron de cette gaine, en se différenciant, aurait ensuite donné naissance au style et au stigmate, par une élaboration progressive, analogue à celle d'où est venue la feuille secondaire.

Cette structure du carpelle est bien reconnaissable chez le *Magnolia;* d'autres types de plantes monocotylées et dicotylées nous offriraient aussi d'intéressantes particularités morphologiques confirmant les données que nous ne faisons qu'énoncer ici, mais que nous reprendrons en détail, dans les chapitres suivants, à propos de chacune des deux classes angiospermiques. Il nous suffira d'avoir indiqué comment nous devons rattacher à l'appendice primitif les pièces florales originairement simples dans leur structure et dans leur disposition, mais dont la simplicité a été fortement modifiée par les différenciations subsé-

quentes auxquelles nous devons la réalisation des diverses fleurs monocotylées et dicotylées de la nature actuelle.

A l'origine, dans les types ancestraux proangiospermiques, la fleur consistait en un axe portant les appendices sexués, dispo-

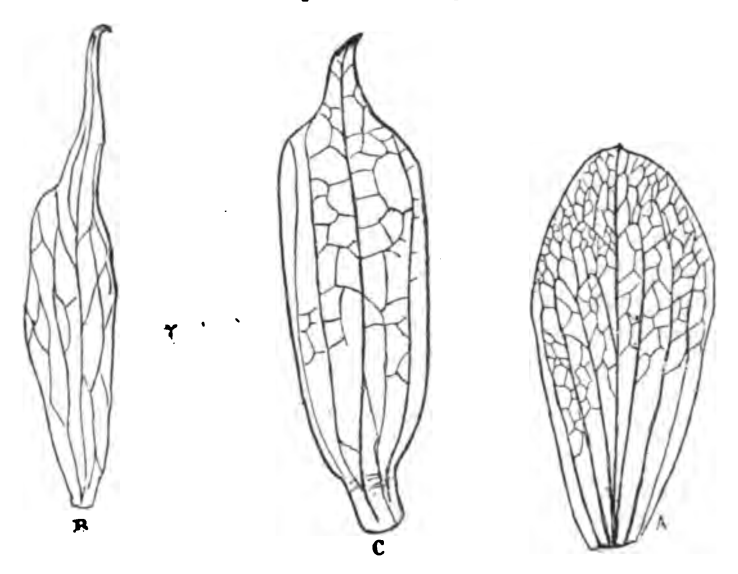


Fig. 98. — *Différenciation de l'appendice foliaire primitif dans la formation des pièces florales des Angiospermes.* — A, pièce interne de la corolle d'un *Magnolia.* — B et C, feuilles carpellaires de la même plante.

sés en spirale les uns au-dessus des autres, les feuilles à microsporanges à la base, les feuilles ovulifères au sommet. La fleur a dû se réaliser par le raccourcissement de cet axe sur lequel feuilles staminales et feuilles ovulifères étaient de même génération, contrairement à ce que nous ont offert les Gymnospermes. Nous avons montré comment, chez ces dernières, la fleur ne pouvait résulter de l'arrangement des organes mâles et femelles fatalement destinés, par suite de leur différence d'origine, à une séparation presque immédiate. Le rameau hermaphrodite des Proangiospermes ne portait au contraire que des appendices floraux homomorphes. La disposition spirale primitive de ces pièces est encore conservée dans une foule de familles angiospermiques.

Toutes les simplifications consécutives, ainsi que nous le

verrons bientôt, portent sur des détails organiques de valeur secondaire, mais sur des parties, il est vrai, très plastiques, susceptibles de revêtir des formes très diverses et de se prêter à une grande variété de combinaisons. De même que l'appendice primitif, la fleur ancestrale évoluait; l'appareil floral, d'une nature originairement uniforme, était destiné à se différencier et ses évolutions devaient modifier à la fois l'aspect morphologique, les dimensions relatives des parties et leurs rapports réciproques.

Nous sommes donc arrivés à esquisser les traits principaux des Proangiospermes. Nous concevons clairement l'aspect de ces Angiospermes primitives, combinant certains caractères des Monocotylées à ceux des Dicotylées. Nous les voyons avec leurs feuilles engainantes se différenciant peu à peu, avec leurs axes floraux tels que ceux des Magnoliacées ou des Renonculacées, plus simples encore, se prêtant promptement à des combinaisons diverses. Leur port devait différer soit de celui des Monocotylées proprement dites, soit de celui des Dicotylées arborescentes ordinaires. Ici encore nous devons admettre que des adaptations diverses ont pu se réaliser promptement. Sans doute les formes herbacées des Dicotylées et des Monocotylées sont récentes, mais en ne considérant que les types arborescents des deux classes, nous voyons qu'il y a place pour une foule de combinaisons et de différenciations des axes, et que la distinction établie d'une manière si tranchée entre les deux types principaux est susceptible de s'amoindrir ou de s'effacer dans bien des cas. En effet, pour ce qui est du plan caulinaire des deux classes comparées, on se tromperait en admettant entre elles, à ce point de vue, à l'exemple des anciens botanistes, une distinction absolue, un hiatus infranchissable. En définitive, le fond des choses est toujours sensiblement le même, puisque tout dépend, comme nous le ferons voir dans les chapitres suivants, d'une part, de la présence et de la permanence, d'autre part, de l'absence ou du déplacement d'une région productrice du cambium. Ce phénomène dont l'importance est si considérable, puisqu'à lui seul il assure l'accroissement du bois secondaire, tandis que son absence entraîne l'indépendance mutuelle et l'entrecroisement des cordons foliaires, ce phénomène a fort bien pu ne pas présenter originairement la fixité que nous constatons actuellement

chez lui dans un sens comme dans l'autre. Si l'on remonte très loin dans le passé, il a dû faire place à plus de mobilité, de telle sorte qu'en se transportant vers un âge où les saisons elles-mêmes n'avaient ni la constance de caractères ni la périodicité rigoureuse que nous leur connaissons, les tiges proangiospermiques, conformément à ce que laissent voir celles des Gymnospermes primitives, sans être dénuées de la faculté d'engendrer une zone cambiale, l'auraient possédée d'une façon irrégulière et passa-

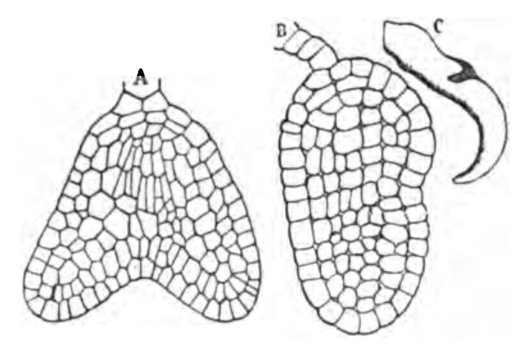


Fig. 99. — *Développement de l'embryon chez les Monocotylées et les Dicotylées comparées.* — A, embryon d'une Dicotylée au moment où les feuilles ou membres cotylédonaires commencent à se prononcer. — B, embryon d'une Monocotylée parvenu au même stade de développement. — C, embryon monocotylé, entièrement formé, un peu avant la germination. — Ces embryons sont représentés renversés au point de vue morphologique, c'est-à-dire que l'endroit où surgira la tigelle est tourné en bas, tandis que le côté radiculaire est en haut; mais cette direction est conforme à la situation physiologique de l'embryon au sein de l'ovule (les figures A et B sont grossies au moins cent fois).

gère. Un point de départ ambigu a dû, par le fait d'une différenciation croissante et d'une adaptation de plus en plus prononcée des organismes, aboutir enfin à la distribution du cadre primitif en deux séries arrêtées dans leurs traits respectifs, telles que nous les montrent les Dicotylées, d'une part, les Monocotylées de l'autre. C'est dans ce sens que nous pensons entrevoir la marche de l'évolution caulinaire chez les Proangiospermes. Par là nous arrivons effectivement à la notion de végétaux dont la tige aurait renfermé un corps ligneux de structure plus ou moins variable, susceptible par conséquent, en se modifiant dans une direction déterminée, de revêtir à la longue les caractères exclusifs de l'un ou de l'autre des deux types qui ont à la fin prévalu. Les ramifications peu complexes de ces plantes primitives s'opéraient à l'aide de bourgeons soit solitaires et ter-

minaux, soit accompagnés d'un nombre restreint de bourgeons latéraux. De là sans doute une dichotomie sympodiale plus ou moins régulière semblable à celle dont les tiges de certaines Dicotylées : Euphorbes, Araliacées, Pæoniées, etc., donnent l'exemple et qui se rapproche ou ne s'écarte guère du mode de subdivision propre à plusieurs Monocotylées, telles que les Pandanées, Aroïdées, Dracénées et Aloïnées.

Nous obtenons ainsi une idée schématique assez nette de l'état proangiospermique : un accroissement plus limité de la tige; des ramifications moins irrégulières et plus restreintes en nombre, pourvues de bourgeons plus épais et presque toujours terminaux; quelque chose de trapu dans le port; des feuilles toujours amplexicaules ou vaginantes; le limbe assez peu différencié; les organes floraux en voie de transformation, formés le plus souvent d'éléments libres et généralement multiples; telle serait la moyenne de caractères qu'aurait présentée la souche mère d'où les deux classes auraient dérivé en divergeant graduellement l'une par rapport à l'autre. Il n'est pas jusqu'aux cotylédons dont l'examen ne permette d'attribuer aux deux sections angiospermiques un point de départ commun. On n'a qu'à supposer ces organes doubles, mais inégaux entre eux à l'origine : il suffit alors que le développement de la paire primordiale soit allé en s'égalisant, dans une direction; tandis que, dans l'autre, l'inégalité toujours plus prononcée aboutissait à l'arrêt de croissance de l'une des feuilles, pour expliquer les cotylédons opposés des Dicotylées, de même que les cotylédons solitaires et alternes des Monocotylées. L'inégalité des cotylédons ne s'observe-t-elle pas chez les Nymphéacées qui servent justement à diminuer la distance interposée d'une classe à l'autre? Si l'on interroge la nature, c'est seulement à l'aide de traits épars et par l'examen attentif des effets d'atavisme qu'il nous est donné de reconstituer théoriquement le stade proangiospermique depuis longtemps disparu, et n'ayant sous nos yeux d'autres réprésentants morphologiques que les descendants détachés les premiers du tronc commun, ayant gardé quelques traits directement empruntés à l'ancêtre dont ils proviennent et caractérisés par une moindre transformation de leurs principaux organes.

Mais une dernière question se présente : en dehors des

exemples tirés de la flore aujourd'hui vivante, la Paléontologie saurait-elle nous en offrir de plus concluants, ramenés à cet état élémentaire et primitif dont nous avons cherché à rétablir la notion? C'est ce que nous devons examiner, tout en avouant que l'espoir fondé de semblables découvertes se trouve amoindri d'avance, non seulement par les hasards de la fossilisation qui ne nous a jamais transmis qu'une faible part des végétaux de chaque époque, mais aussi par cette considération que les Proangiospermes, catégorie soumise à l'action d'un mouvement évolutif des plus prolongés, à une lente et profonde transformation, ont été, par cela même, longtemps obscures et subordonnées. La chance de les obtenir dans ce premier état, à moins de supposer l'existence d'un dépôt formé sur les points habités de préférence par ces végétaux (et ces points devaient être aussi restreints que les végétaux eux-mêmes étaient clairsemés), cette chance est donc extrêmement réduite. La rareté de pareils débris n'implique en rien cependant l'absence de ces plantes ni même leur rareté absolue dans les âges antérieurs à celui où les vraies Angiospermes se montrent pour la première fois, nous voulons parler de la craie. Du paléozoïque à ce dernier terrain s'étend l'espace chronologique, qui doit être raisonnablement assigné au stade proangiospermique et pendant lequel les plantes de ce stade n'ont cessé de se modifier en se transformant peu à peu. Seulement, ces plantes, partout en minorité, étaient rangées sous la domination des Gymnospermes et des Cryptogames. Peut-être pourtant existait-il dès lors certaines régions ou stations affectionnées par elles, qu'elles fréquentaient de préférence et qui étaient de nature à préparer et à favoriser leur essor. Nous ignorons, il est vrai, s'il en a été réellement ainsi et, dans les recherches que nous allons résumer, c'est constamment à l'état d'indices clairsemés que nous aurons à signaler des Proangiospermes, bien que nulle part non plus, ni à aucune époque, cet élément ne semble avoir fait entièrement défaut. Il est constamment subordonné, exceptionnel si l'on veut; mais s'il compte au plus pour quelques centièmes dans l'ensemble, au milieu des temps jurassiques, on est en droit d'affirmer qu'il n'a jamais été absent des stations tant soit peu riches et soigneusement explorées, d'où nous sont venues des plantes fossiles.

Prenons pour point de départ le permien : il est visible en Europe, sur les différents points où la jonction de ce terrain avec le carbonifère sous-jacent peut être signalée, que sa flore ne résulte que d'un appauvrissement graduel des types carbonifères. La plupart de ceux qui avaient peuplé les couches houillères, en contribuant à caractériser la végétation de cette période, tendent alors à disparaître ou perdent leur importance, tout en persistant encore à se montrer plus ou moins longtemps. A côté de ces types amoindris et frappés de déclin, d'autres non pas précisément inconnus jusque-là, mais demeurés obscurs, se dégagent et acquièrent enfin une prépondérance effective. C'est donc par un phénomène surtout négatif, par l'élimination d'une partie des formes qui avaient jusqu'alors prévalu, que le permien se distingue, au moins en Europe, beaucoup plus que par l'introduction d'éléments nouveaux. La flore carbonifère achève alors de s'épuiser ; mais elle s'épuise par degrés successifs, et les types qui échappent à cette lente destruction, par le seul fait de cette survivance, s'étalent avec profusion (il en est ainsi des *Walchia*), occupant la place abandonnée, répétant avec uniformité des formes peu nombreuses, mais présentes sur une foule de points à la fois.

D'une façon générale, dans le permien, les Gymnospermes gagnent aux changements qui s'accomplissent. Les Conifères et les Cycadées, jusque-là si faibles, se placent vite au premier rang ; les Salisburiées viennent ensuite ; enfin les Cordaïtées et d'autres Progymnospermes qui bientôt déclineront à leur tour obtiennent d'abord une sorte de prépondérance relative et momentanée, due à l'effacement d'une foule de végétaux : Sigillariées, Lépidodendrées, Astérophyllées, Calamariées et Filicinées, qui avaient jusque-là encombré le sol et dont les vestiges se font de plus en plus rares, avant leur complète disparition.

Telle est la marche générale ; il serait inutile d'insister sur les preuves à l'appui de cette marche, tellement elle est claire et incontestable. Plus tard, le trias, cette période de transition, s'il en fut jamais, ce vestibule où le passé achève de s'évanouir, avant qu'un nouvel ordre de choses soit définitivement établi, le trias verra le prolongement et la terminaison de la révolution végétale inaugurée lors du permien. Les types antérieurs auront été alors totalement éliminés : les Cordaïtées, les dernières Fili-

cinées carbonifères, vestiges encore reconnaissables des organismes caractéristiques du temps des houilles auront achevé de disparaître; au contraire, les Conifères et les Cycadées auront eu la facilité de prendre possession de l'espace abandonné par les anciens types, et le repeuplement de l'Europe par des types nouveaux, l'extension, la combinaison dans un ordre et des proportions déterminées, de ces types devant lesquels s'ouvre le long avenir des temps jurassiques, pourront s'accomplir sans obstacle à partir du keuper, plus particulièrement encore dans le cours du rhétien. C'est ainsi que nous résumons le sens des événements phytogéniques, en ce qui touche l'Europe, et pour ne plus avoir à y revenir.

Lors du rhétien seulement, notre continent se trouve en possession des Équisétées propres, des Fougères à nervures réticulées (*Clathropteris*, *Dictyophyllum*), des Cycadées caractéristiques (*Pterophyllum*, *Zamites*, *Otozamites*, *Podozamites*, *Nilssonia*, etc.), des Conifères spéciales (*Brachyphyllum*, *Pachyphyllum*), des Salisburiées (*Baiera*, *Salisburia*), qui se prolongeront ensuite jusque dans l'infracrétacé sans changement bien appréciable, attestant ainsi le maintien des mêmes conditions extérieures en harmonie avec les mêmes types régulateurs. Mais en constatant ces faits, il est permis de se demander s'ils ne seraient pas particuliers à l'Europe et si ailleurs, sur d'autres continents ou sous d'autres latitudes, la flore n'aurait pas subi d'autres influences, compris d'autres éléments et éprouvé des transformations différentes. L'importance du problème est telle qu'il est naturel d'en rechercher la véritable expression en n'adoptant pas d'avance, comme une formule universelle, un ensemble de phénomènes spéciaux à l'Europe, mais qui ailleurs auraient pu donner lieu à des combinaisons distinctes ou à des contrastes plus ou moins marqués.

L'Asie presque entière, de l'Australie à la Sibérie altaïque, nous offre à cet égard des enseignements que nous devons d'autant moins négliger qu'ils nous transportent très loin de notre continent, au delà même de l'équateur, jusque dans l'hémisphère sud, en dévoilant ce qui s'y passait à l'époque où l'Europe traversait la période intermédiaire dont nous avons parlé et qui conduit du paléozoïque au seuil du jurassique, à travers le permien et le trias.

En acceptant les données les plus récentes, telles que les a

formulées M. Zeiller dans son mémoire sur *la flore fossile du Tong-King* [1], on voit que le carbonifère inférieur est représenté dans la Nouvelle-Galles du sud par des types et des formes concordant avec ceux qui caractérisent l'horizon européen correspondant. La divergence commence avec le carbonifère supérieur, divisé lui-même en deux groupes, *Lower Coal measures* et *Newcastle Seds* ou *Upper Coal measures*. Les fossiles marins intercalés aux lits charbonneux qui renferment les plantes ne laissent aucun doute sur leur légitime référence à l'horizon du carbonifère récent ou permo-carbonifère, de même que la communauté des formes génériques ou spécifiques démontre l'existence d'un rapport évident entre la flore de Newcastle et celle des *Lower Gondwanas* de l'Inde. Ces rapports, encore mal définis, entre la série australienne et celle du continent asiatique, ont été l'objet d'une étude toute particulière de la part de M. Feismantel. Il s'agissait effectivement d'en préciser terme par terme le véritable sens et de les établir, non plus sur de vagues indices, mais sur des rapprochements sérieux, accusant une parenté intime des étages respectifs comparés entre eux. Il se trouve en dernière analyse qu'au-dessus de l'étage de Newcastle, répondant à du permo-carbonifère, se place l'étage de Hawkerburg dont la flore plus moderne, comprenant même les genres *Callipteris* et *Thinnfeldia*, reproduit trait pour trait celle de l'étage de Talchir et Kharharbari, situé lui-même à la base des Lower-Gondwanas. L'horizon de ces derniers étages réunis, en y joignant encore celui des *Bacchus-Marsh Sandstone* ou grès à *Gangamopteris*, dans l'État de Victoria coïnciderait avec la base du trias ou tout au moins avec le sommet du permien. Dans la presqu'île indienne, la série se prolonge par l'étage de Damuda, plus élevé que celui de Talchir et qui représente la partie la plus récente et en même temps la plus riche en végétaux de cette série des Gondwanas. On atteindrait ainsi le haut du trias, tandis que la flore des charbons du Tong-King marquerait un niveau encore plus élevé, celui du rhétien, parfaitement caractérisé par la présence du *Clathropteris platyphylla*, du *Dictyophyllum Nilssoni*. Ces espèces inaugureraient dans l'Asie méridionale, comme dans

1. *Examen de la flore fossile des couches de charbon du Tong-king*, par M. Zeiller, ingénieur des mines; ext. des *Ann. des mines*, livr. de sept.-oct. 1882, p. 29 et suiv.

l'Europe elle-même, une ère nouvelle et le terme final des derniers vestiges de la végétation paléozoïque.

Le caractère propre de la série asiatique, dans la période qui s'étend du paléozoïque à l'infralias, c'est en premier lieu le retrait hâtif de la plupart des types qui caractérisent la flore carbonifère proprement dite : *Lepidodendron*, *Calamites*, *Sphenophyllum*, *Archæopteris*. Ces types se montrent dans le carbonifère inférieur de la Nouvelle-Galles du sud, mais en Australie ils disparaissent rapidement avant même la fin de la période, au lieu de s'éteindre graduellement, comme en Europe, dans le cours du permien. M. Feismantel a cependant reconnu un *Annularia* dans les Lower Coal-Measures, perdu au milieu des types destinés à survivre et à constituer le fond des végétations permienne et triasique, non seulement en Australie, mais dans les Indes et jusque dans la Sibérie nord-altaïque, c'est-à-dire d'un bout à l'autre du continent asiatique et pendant une durée chronologique fort longue. En second lieu, c'est la prédominance exclusive de certains types absents de l'Europe à la même époque, ou n'y obtenant pas le même rôle : il en est ainsi de l'*Asplenites Ræsserti* et des formes assimilables à l'*Asplenites Withbiensis* parmi les fougères, des *Phyllotheca* et *Schizoneura* parmi les Calamariées, enfin des genres *Glossopteris*, *Gangamopteris* et *Nœggerathiopsis*.

Au milieu de cet ensemble, il nous semble évident que les *Trizygia* de Royle représentent des *Sphenophyllum* prolongés, de même que les *Gangamopteris* rappellent les *Dolerophyllum* et que les *Nœggerathiopsis* ne sont que des Cordaïtées dont l'existence aurait persisté sur le sol asiatique plus longtemps qu'en Europe, tandis que sur ce dernier continent les Salisburiées se développaient exclusivement. Il est bien évident que dans la flore des Lower-Gondwanas les *Nœggerathiopsis* sont accompagnés de *Samaropsis* et de *Cardiocarpus* et que la présence de ces mêmes fruits, très nettement caractérisés, est à constater dans la flore soi-disant jurassique de la Sibérie nord-altaïque, où les *Nœggerathiopsis* se montrent sous le nom de *Rhiptozamites* et sous une forme plus rapprochée encore que celle des espèces indiennes des vrais *Cordaites* paléozoïques [1].

1. Voy. *Beitr. z. Jura Pl. Russlands*, von J. Schmalhausen, mit XVI Tafeln, Saint-Pétersbourg, 1879.

L'abondance des *Phyllotheca*, la fréquence du type de l'*Asplenium Ræsserti*, identifié par l'auteur avec l'*Asplenium Whitbiense*, le mélange des Salisburiées, enfin la présence d'une sorte d'Annulariée, sous la désignation de *Cyclopitys*, achèvent de relier étroitement la flore transouralienne à celle de l'Asie méridionale et permettent de croire qu'elle se range non pas dans le jurassique, comme l'ont soutenu Schmalhausen et Heer, mais plutôt sur le même horizon triasique que les Lower-Gondwanas de l'Inde et immédiatement au-dessous du niveau rhétien des plantes des lits charbonneux du Tong-King.

Le résumé de ces notions nous amène aux conclusions suivantes : la flore carbonifère, dans le sud de l'Asie et dans l'hémisphère austral, paraît avoir atteint un moindre degré de richesse et de puissance que dans l'hémisphère boréal; elle a eu aussi un déclin plus rapide et, dès avant le permien, puis du permien à la fin du trias, elle a fait place à un nouvel ensemble que l'on observe d'un bout à l'autre de l'Asie et dont les éléments principaux sont loin d'être combinés, comme ils le sont en Europe, à la même époque. Ces éléments paraissent plutôt empruntés à la flore carbonifère sud-asiatique dont ils représentent les derniers prolongements. Durant toute cette période, c'est-à-dire entre le carbonifère et le rhétien, l'Asie n'aurait eu que de faibles relations avec le continent européen au point de vue de la composition du tapis végétal. Celui-ci aurait affecté, principalement vers le sud du premier des deux continents, une physionomie à part due à la prédominance et à la persistance de certains types spéciaux et au total les modifications éprouvées par la flore asiatique n'auraient été ni du même ordre ni opérées dans le même sens qu'en Europe. Enfin, on peut tenir pour certain que ce n'est pas d'Asie en Europe que l'introduction des végétaux proangiospermiques peut avoir eu lieu, puisque l'Asie semble n'avoir reçu par l'intermédiaire de l'Australie que des types déjà anciens, assez peu nombreux et destinés à ne pas survivre à l'époque qui les vit se développer. Au contraire, si l'on passe l'Oural, dont le seuil commençait alors à se prononcer, pour revenir en Europe, on voit aussitôt se manifester un ordre différent, que l'immensité des étendues de carbonifère marin et de permien typique qui couvrent la Russie, répondant à l'interposition d'un vaste océan, explique parfaitement.

En Europe, la flore carbonifère, bien plus opulente que celle de l'Asie australe, s'épuise aussi moins vite et disparaît graduellement dans le cours du permien; mais on peut dire que son effacement est alors plus complet. Dans le permien d'Europe, il y a encore des Calamites, des Sigillaires et des Lépidodendrées; les Cordaïtées continuent à se montrer; les Salisburiées se dégagent peu à peu et remplissent de concert avec les Dolérophyllées et les Psygmophyllées un rôle analogue à celui des *Glossopteris*, *Gangamopteris* et *Nœggerathiopsis* de l'Inde. Seulement, en Europe, deux groupes jusqu'alors très faibles se développent rapidement et se substituent à tout le reste, de manière à dominer à partir du trias, en éliminant toutes les autres Phanérogames, si l'on excepte pourtant les Salisburiées, d'une part, et de l'autre, les quelques types prédécesseurs probables des Angiospermes, qu'il nous reste à faire connaître. Ainsi le mouvement rénovateur de la végétation a été plus hâtif et plus prononcé en Europe qu'en Asie, à partir du trias, et ce mouvement a porté avant tout sur les Conifères dont les diverses tribus, déjà reconnaissables lors du trias, se complètent dans le rhétien par l'adjonction de celle des Abiétinées, représentée à cette époque en Scanie.

Y a-t-il une raison d'être à cette infusion de richesses végétales, plus spéciale à l'Europe qu'aux autres régions explorées à ce point de vue? Sans rien affirmer d'une façon absolue, nous serions disposés à la découvrir dans la présence d'une grande région primitive, de tout temps émergée, c'est-à-dire n'ayant jamais cessé d'être ferme, et peuplée par conséquent de plantes terrestres qui auraient été introduites en Europe par intermittence. Cette région ne serait autre que la péninsule Scandinave et la Finlande réunies, peut-être alors plus étendues que maintenant dans la direction du nord; tantôt connexe tantôt isolée vis-à-vis du sol européen, une semblable région aurait pu donner naissance à des types nouveaux, les élaborer et les transformer, et ensuite leur ouvrir un chemin vers l'Europe où ces végétaux, une fois caractérisés, se seraient introduits à l'aide d'émigrations réitérées.

Il est certain qu'en Europe, dès la fin du paléozoïque, à côté des plus anciennes Conifères, des Cycadées et Salisburiées primitives, on remarque la présence de quelques types vraisembla-

blement phanérogamiques, qui ne rentrent dans aucun de ces trois groupes précités et qui semblent représenter des ébauches plus ou moins avancées d'Angiospermes prototypiques. Le plus ancien, mais aussi le plus paradoxal de ces types est le *Spirangium* qui se montre dans le carbonifère récent (*Spirangium carbonarium* Schimp.), pour ne disparaître qu'avec le wéaldien, en ne laissant voir, pendant une aussi longue durée, que d'insignifiantes variations de contour et de dimension. Les échantillons moulés par remplissage (nous en avons un semblable provenant du rhétien de Couches-les-Mines et recueilli par M. Pellat) ont permis de déterminer, au moins extérieurement, la structure de ces organes singuliers. Ils étaient constitués par cinq au moins, au plus par dix valves involucrales en forme de bandelettes étroites séparées l'une de l'autre par des lignes de sutures nerviformes, contournées en spirale, de manière à envelopper une cavité centrale, et se prolongeant au-dessus en un appendice plus ou moins prononcé tandis que la base donnait lieu à une sorte de pédoncule. Ces corps dont le contenu est encore indéterminé paraissent avoir été réunis plusieurs ensemble en manière d'ombelle. Il y aurait eu là un premier essai de tégument protecteur pour des ovules; mais on ne saurait rien affirmer au delà, sauf que les bandes involucrales présentent des traces de nervures flexueuses transversales et que leur tissu, relativement mince, a donné lieu parfois à des déchirures, tandis que l'intérieur a dû correspondre à une cavité centrale, comblée par le sable fin du sédiment de Couches-les-Mines, converti en grès arkose [1].

1. L'impossibilité de tout figurer, dans un ouvrage aussi limité que le nôtre, nous a seule empêché de reproduire le type curieux et encore énigmatique des *Spirangium*. Ce type, qui représente à nos yeux le premier essai d'une sorte d'angiospermie hâtive et rudimentaire, n'est plus entièrement isolé depuis la découverte faite par MM. B. Renault et R. Zeiller (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, séance du 2 juin 1884, — *Sur un nouveau genre de fossiles végétaux*) d'un genre que les auteurs nomment *Fayolia* et qui appartenait évidemment au même groupe que le *Spirangium*. Ici, les valves involucrales réduites à deux, contournées en hélice et conniventes, donnent lieu à deux carènes correspondant aux lignes de suture et décrivant de la base au sommet de l'organe en forme de fuseau ventru, 6 à 7 tours de spire. Une collerette saillante, à bords frangés ou entiers, est attachée aux carènes dont elle suit le contour jusqu'aux approches du sommet où elle devient libre. Immédiatement au-dessus des carènes et parallèlement à elles, on distingue une file de petites cicatrices arron-

Le permien de Russie nous offre un type plus curieux et mieux caractérisé, qui semble réellement dénoter l'existence, à cette époque reculée, d'une Proangiosperme, peut-être même d'un ancêtre éloigné des Aroïdées. C'est le *Dichoneuron Hookeri* Sap. (*Næggerathia*.... Brongt. ms.), dont le muséum de Paris possède une feuille complète, provenant des grès permiens de Malamosinski. L'un de nous a signalé cette espèce en 1878 [1], après l'avoir soumise à l'examen de M. J. Hooker, et, d'après les conseils du savant anglais, il l'a considérée comme représentant une Filicinée (Parkériée) comparable aux feuilles submergées des

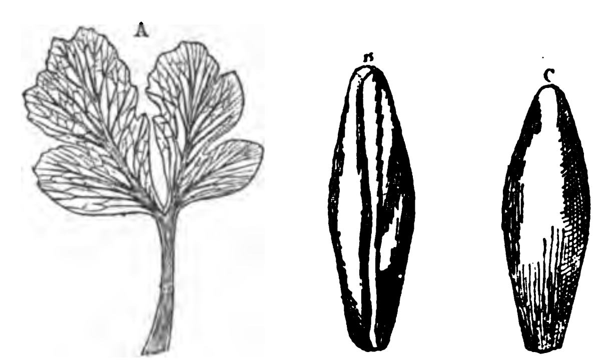


Fig. 100. — *Dichoneuron Hookeri* Sap. — Proangiosperme présumée du permien de Russie. — A, feuille complète offrant de la ressemblance avec celles des *Amorphophyllum* (1/2 gr. nat.). — B et C, Spathe supposée (*Aroides crassispatha* Kut.), vue de face (B) et vue de dos (C), 1/2 gr. nat.

Ceratopteris. Mais bien des difficultés s'opposent à cette assimilation : il s'agit d'une feuille vraisemblablement ferme, intacte jusques et y compris le pétiole replié sur lui-même dans l'ori-

dies, marquant la place d'insertion d'autant d'épines striées en long, acérées et caduques; enfin, des stries régulières ou linéaments courent parallèlement aux carènes et dans le sens de la longueur à travers la collerette; ils marquent, à ce qu'il paraît, la présence d'autant de rangées de cellules allongées. — Les auteurs sont disposés, comme nous, à admettre l'existence d'une cavité interne, circonscrite par les valves involucrales et propre, à ce qu'ils conjecturent, à renfermer des graines de petites dimensions. — Le genre *Helicteres*, parmi les Malvoïdées, présente un ovaire dont les parois résultent de valves allongées, contournées en hélice, d'après une disposition qui n'est pas sans analogie extérieure avec celle dont les *Spirangium* et les *Fayolia* offrent l'exemple. (*Note ajoutée au moment de l'impression.*)

1. Coll. du Mus., n° 4199, Malamosinski, gouv. de Perm. — Voy. *Comptes rendus des séances de l'Ac. des Sc.*, t. LXXXVI, *séance du 8 avril 1878.*

ginal et légèrement dilaté. Le pétiole a dû, par conséquent, se détacher naturellement de la tige ; à mesure qu'il pénètre dans le limbe, il se scinde en deux branches de manière à donner naissance à une feuille bipartite, dentée-lobulée sur les bords et découpée latéralement en deux segments qui témoignent d'une tendance vers la disposition pédalée. Les détails de la nervation, relevés avec exactitude, quoique non sans peine, ne ramènent pas vers les Fougères, mais attestent une singulière affinité, par les nervules obliquement ramifiées qui réunissent les principales nervures, avec le réseau veineux des *Pistia*. On n'a qu'à se figurer une feuille de *Pistia*, incisée par le milieu et lobulée latéralement, pour reconstituer notre empreinte, et les *Amorphophyllum*, dans les Aroïdées, présentent des feuilles bipartites dont les segments affectent la même disposition que notre fossile. Enfin c'est peut-être à ce type qu'il faut rapporter un organe spathoïde provenant de ce même permien de Russie et publié par Kutorga sous le nom d'*Aroides crassispatha*.

Nous rencontrons dans le trias (grés bigarré des Vosges) une des plantes proangiospermiques les plus anciennes et les moins contestables, la moins incomplète de toutes par le port extérieur et l'ensemble, bien qu'il soit impossible de déterminer, avec les éléments dont nous disposons, son véritable état de structure. Nous voulons parler de l'*Æthophyllum speciosum* Schimp. et Moug., dont tous les caractères visibles répondent à l'idée que nous nous sommes faite d'une Angiosperme prototypique. Voici les parties définissables de cette plante : les feuilles linéaires, pourvues de fines nervures longitudinales sans trace de médiane, décurrentes inférieurement, ne consistent que dans la seule partie vaginale non différenciée. Elles paraissent groupées par trois le long des tiges qui sont ligneuses, élancées et plusieurs fois ramifiées. Les ramifications principales ou secondaires de l'*Æthophyllum* se terminent par des épis plus ou moins allongés et cylindriques dont les écailles bractéales, qui répondent visiblement à des feuilles modifiées, portaient chacune à leur aisselle une graine ou fruit ovale, lisse et brillant, selon le témoignage de Schimper [1]. Les épis, subarticulés à la base et entourés sur ce point d'une ceinture de paléoles rapprochées et saillantes, pa-

1. Voy. *Traité de Pal. vég.*, II, p. 520.

raissent avoir été caducs en majorité après l'anthèse. Ce genre rappelle de loin les *Sparganium* ; il n'est pas sans analogie avec les *Typha*. Schimper croyait que les *Æthophyllum* représentaient une plante marécageuse.

A partir du trias, les Proangiospermes, sans se multiplier beaucoup, ne cessent pourtant de se montrer ; mais leurs divers organes sont imparfaitement connus. On a été bien forcé de décrire à part les feuilles et les fructifications ou inflorescences. Les premières ont reçu généralement le nom de *Yuccites ;* pour ce qui est des autres, nous devons mentionner, comme devant attirer l'attention, les *Weltrichia*, *Williamsonia*, *Goniolina*, qui représentent les organes reproducteurs des plantes dont les *Yuccites* montrent les feuilles fossilisées séparément.

Les feuilles nommées *Yuccites*, par comparaison avec les parties correspondantes des *Yucca* et des *Dracæna*, sont largement ou étroitement linéaires, rubannées, toujours entières et à bords parallèles, sessiles et amplexicaules, sans trace de médiane et marquées de stries ou nervures longitudinales multiples, reliées entre elles par des veinules transverses. On observe ces feuilles, au-dessus du trias, dans les divers étages du terrain jurassique, sans qu'il ait été encore possible de déterminer à quelle sorte de végétal elles appartenaient, sinon qu'elles reproduisent le type des Monocotylées ligneuses les plus simples et les moins différenciées, au point de vue des organes foliaires. Le mode de terminaison inférieure de quelques-unes de ces feuilles a été observé. Elles étaient insérées par toute leur base et par un onglet transversal qui embrassait une partie assez notable du pourtour de l'ancienne tige. Le fragment cylindrique que Schimper avait figuré comme se rapportant à une tige d'*Yuccites* dépouillée de ses feuilles, doit plutôt être considéré comme répondant au moule interne de l'étui médullaire d'une Cycadée, assimilable à beaucoup d'autres échantillons analogues, dont l'attribution cycadéenne est maintenant fixée.

Un dessin original, exécuté par les soins d'A. Brongniart, en 1854, et qui représente un échantillon de Hettange recueilli par M. Terquem, permet de reproduire l'aspect des tiges sur lesquelles les feuilles de l'*Yuccites hettangensis* étaient implantées. On voit sur cet échantillon des feuilles, semblables à celles dont il vient d'être question, insérées en grand nombre, étroitement

serrées et encore en place sur le pourtour d'un tronçon de tige cylindrique, qui ne mesure pas moins d'un décimètre de diamètre. Cette tige évidée ou détruite à l'intérieur a été remplie par le sédiment converti en grès, mais, sur l'empreinte de sa paroi extérieure, on distingue les vestiges des anneaux d'insertion des

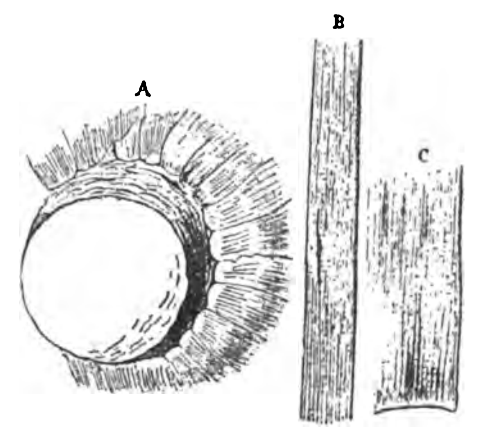


Fig. 101. — *Yuccites hettangensis* Sap. et Mar. — A, tronçon de tige avec les bases de feuilles en place. — B et C, fragments de feuilles, figurés isolément; l'une des feuilles, C, montre la base sessile et amplexicaule (dimension très réduite).

bases de feuilles [1]. Par le mode d'insertion de ces organes, leurs rangs pressés et l'épaisseur relative du tronçon caulinaire, on dirait un *Dracæna* trapu, mieux encore un *Furcroya*, comme les *Furcroya longæva* Harv. et Zucc. et *gigantea* Vent., ou comme le *F. australis* Harv., d'Australie. Nous terminerons ici cette courte revue des types de feuilles de la série secondaire, susceptibles d'être rapportées à des Proangiospermes, pour nous attacher aux genres de cette même série basés sur l'observation des organes reproducteurs. Les genres *Weltrichia* Fr. Braun, *Williamsonia* Carr., *Goniolina* d'Orb., *Kaidocarpus* Heer, sont

1. M. Eugène Pougnet, de Landrof (Alsace-Lorraine), a bien voulu communiquer à l'un de nous un échantillon recueilli par lui à Hettange, dans le même gisement et les mêmes grès que les feuilles et le tronçon de tige figurés ci-contre. Cet échantillon représente certainement l'inflorescence d'un *Williamsonia* (*Williamsonia Pougneti* Sap.); on y distingue un involucre globuleux, formé de bractées involucrales pressées, supporté par une hampe florale. — Il est probable que cet organe qui n'a pas été encore décrit représente l'appareil reproducteur du *Yuccites hettangensis*. (*Note ajoutée au moment de l'impression.*)

les principaux de ces types proangiospermiques, basés sur la connaissance d'une partie au moins des anciens appareils reproducteurs. Mais le plus répandu et le mieux défini de ces genres est certainement le genre *Williamsonia*, qui se montre dans l'infralias et prolonge son existence jusqu'à l'oxfordien, tandis que d'ailleurs il s'étend du nord de l'Europe jusqu'au sud de l'Asie, occupant ainsi la surface entière de l'ancien continent.

L'un de nous a consacré à l'étude des *Williamsonia* et des nombreux échantillons de ce genre que contiennent soit la collection du muséum de Paris, soit la sienne propre, ou qui lui ont été communiqués par le professeur J. Morière et le docteur A. Nathorst, une attention toute particulière. En possession d'une foule de documents inédits, nous pouvons attester ici que ce genre est, de tous ceux que comprend la série des étages secondaires, le plus propre à jeter de la lumière sur la structure organique des Proangiospermes jurassiques. L'obstacle le plus grand, opposé à l'exacte détermination des *Williamsonia*, ne provient ni du petit nombre ni même de la nature incomplète des documents qu'ils ont laissés, mais plutôt de leur interprétation, d'autant plus difficile à saisir qu'il s'agit d'organes sans liens directs d'aucune sorte avec ceux que nous connaissons. De plus, on a été porté, dès le premier jour, à admettre les *Williamsonia* comme se trouvant en connexion avec le *Zamites gigas* Lindl. et Hutt., par l'unique raison que les restes de cette Cycadée avaient été rencontrés pêle-mêle avec ceux des *Williamsonia* et extraits ensemble de la même assise de grès.

La riche collection provenant de l'oolithe du Yorkshire, que possède le Muséum de Paris, avait été acquise de M. J. Yates; mais d'autres échantillons sont restés épars en Angleterre et MM. Williamson père et fils n'ont cessé de se préoccuper de ces sortes de débris végétaux à partir de 1834 [1]. C'est en 1868 que parut, dans les Transactions de la Société Linnéenne de Londres (vol. XXVI), un mémoire du professeur W. C. Williamson, communiqué par M. William Carruthers et ayant pour objet de décrire les organes attribués au *Zamites gigas* Lindl. et Hutt., sous le nom de *Williamsonia*, appliqué à la fois au type cycadéen et aux appareils reproducteurs que l'on supposait lui avoir appartenu. Plus

1. Voy. *On the Distrib. of foss. Remains on the Yorkshire Coast, from the lower Lias to the Bath Oolite inclusive*, p. 230.

tard, ces conclusions furent contestées par M. A. G. Nathorst, qui, dans un mémoire extrait des comptes rendus de l'Académie des sciences de Stockholm (nov. 1880) [1], proposa de considérer les *Williamsonia* comme représentant des Balanophorées, comparables aux *Thonningia*, *Helosis* et *Langsdorfia* actuels. Mais les données de l'auteur suédois ne sont pas plus acceptables que n'étaient celles de MM. Williamson et Carruthers; un examen attentif des anciens organes nous a permis [2] de l'affirmer hautement. L'attribution à une Cycadée renversait toutes les lois de l'analogie; le rapprochement avec les Balanophorées n'est pas moins invraisemblable, bien que par lui-même il soit loin d'entraîner les mêmes anomalies. Les *Williamsonia* n'offrent rien qui dénote une plante parasite; ils se distinguent, au contraire, par la consistance ferme, l'épaisseur et la texture coriace de leurs divers organes. Les compartiments polygonaux qui recouvrent les spadices des *Williamsonia* ne ressemblent que d'une façon apparente et superficielle aux parties correspondantes des Balanophorées, puisque, chez ces dernières, les écailles peltées et conniventes dont les spadices globuleux ou allongés des *Helosis*, des *Langsdorfia* et des *Rhopalocnemis* sont revêtus ne sont que des bractées modifiées en vue de la protection des organes reproducteurs et qui tombent lors de l'anthèse. En définitive, il n'existe de commun entre les Balanophorées et les *Williamsonia* qu'une certaine conformité d'aspect provenant de l'existence, des deux parts, d'un involucre polyphylle supportant un spadice terminal. Tout le reste diffère; mais il ne serait pas impossible que, par une filiation lointaine, les Balanophorées nous eussent transmis certains traits des *Williamsonia*, ou qu'une récurrence atavique, opérée par voie de régression, eût fait renaître dans les premières une partie de l'organisation particulière aux seconds. Nous ne saurions aller au-delà, ni considérer les *Williamsonia* autrement que comme des plantes à part, de véritables Proangiospermes, sorties d'une évolution spéciale et déjà transformées lors du jurassique. Elles étaient donc, dès cette époque, trop compliquées et trop inadaptives pour n'avoir pas disparu sans

1. *Nägra anmärk om Williamsonia* Carruth. — *Quelques remarques sur le Williamsonia* Carruth.

2. Saporta et Marion, *Sur les Williamsonia et les Goniolina; Comptes rendus de l'Ac. des sc.*, année 1882.

donner lieu à des branches latérales susceptibles de se modifier de nouveau.

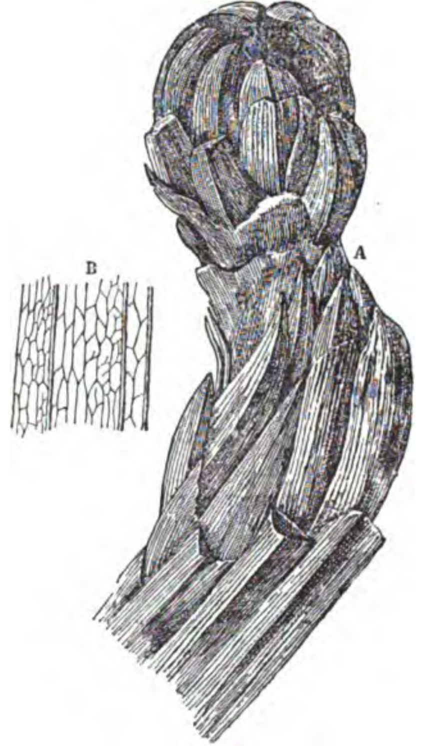


Fig. 102. — Tige feuillée de *Williamsonia*, surmontée d'un bourgeon floral en voie de développement. — A, portion terminale d'une tige de *Williamsonia gigas* Carr., d'après un échantillon de la collection Yates, appartenant au Muséum de Paris (1/2 gr. nat.). — B, nervation grossie de l'une des feuilles du même échantillon.

En examinant avec soin les divers fragments et les organes variés, toujours à l'état d'empreintes [1], de la collection Yates,

1. Il faut tenir compte de cette circonstance que les échantillons de la série Yates sont *toujours à l'état d'empreintes*, c'est-à-dire moulés en creux dans le grès, avec des résidus charbonneux de la substance végétale. Les reliefs sont donc ici constamment en sens inverse de la réalité; ils représentent des creux; tandis que les creux doivent être traduits par des reliefs. Ce n'est donc que par le moulage des parties actuelles qu'on peut restituer aux anciens organes leur aspect véritable, d'autant qu'il leur est arrivé souvent d'avoir laissé le moule de leurs deux faces et que ces faces ne sont pas toujours semblables.

qui ont appartenu à l'espèce principale, le *Williamsonia gigas* Carr. (*excl. Zamite gigante*), on distingue d'abord des segments de tiges robustes, hérissées de feuilles, remarquablement épaisses et assez courtes, amplexicaules à la base, lâchement imbriquées, carénées et convexes par la face dorsale, canaliculées sur l'autre face et lancéolées au sommet, qui devait être raide et plus ou moins piquant. Ces feuilles ressemblent à celles des jeunes pousses d'*Yucca;* elles sont inermes sur les bords, nerveuses et longitudinalement striées, lisses à la surface et d'une consistance cornée. Leur nervation, vue à la loupe, montre un réseau de veinules obliques occupant l'intervalle qui sépare les nervures longitudinales. Plusieurs de ces tiges sont terminées soit par des bourgeons floraux à divers degrés de développement, soit par des involucres globuleux, formés d'une rangée au moins de bractées linéaires et conniventes, recourbées de manière à circonscrire une large cavité intérieure. Enfin, il existe encore des involucres vides, c'est-à-dire dont les bractées involucrales, encore en place, offrent dans leur milieu la cicatrice d'insertion, demeurée visible sur un bourrelet saillant, d'un organe naturellement détaché par désarticulation de sa base.

Quels étaient les organes, ainsi involucrés, du *Williamsonia gigas?* Une étude suivie des documents du Muséum de Paris nous a permis de les définir de la manière suivante : les plus grands involucres paraissent formés de plusieurs cycles de feuilles involucrales, mais on voit par le moule des parois de la cavité que la rangée de bractées la plus intérieure dépassait toutes les autres et qu'elle recouvrait un spadice conoïde ou mieux encore en forme de poire renversée, dont la destruction a donné lieu dans le sédiment à une chambre creuse, percée au sommet, avec une large ouverture circulaire à la base. Cette base correspond au point par où le spadice était implanté au centre de l'involucre et au sommet de la tige terminée par cet organe. L'ouverture de la base se trouvant toujours un peu plus étroite que le vide intérieur, il est difficile de mouler exactement celui-ci et surtout d'en retirer la matière plastique une fois introduite. On reconnaît pourtant qu'il s'agit d'un organe réceptaculaire dénudé à la surface. Le trou du sommet se prolonge plus ou moins et aboutit, dans certains échantillons, à une dilatation qui marque l'existence d'une expansion terminale, continue

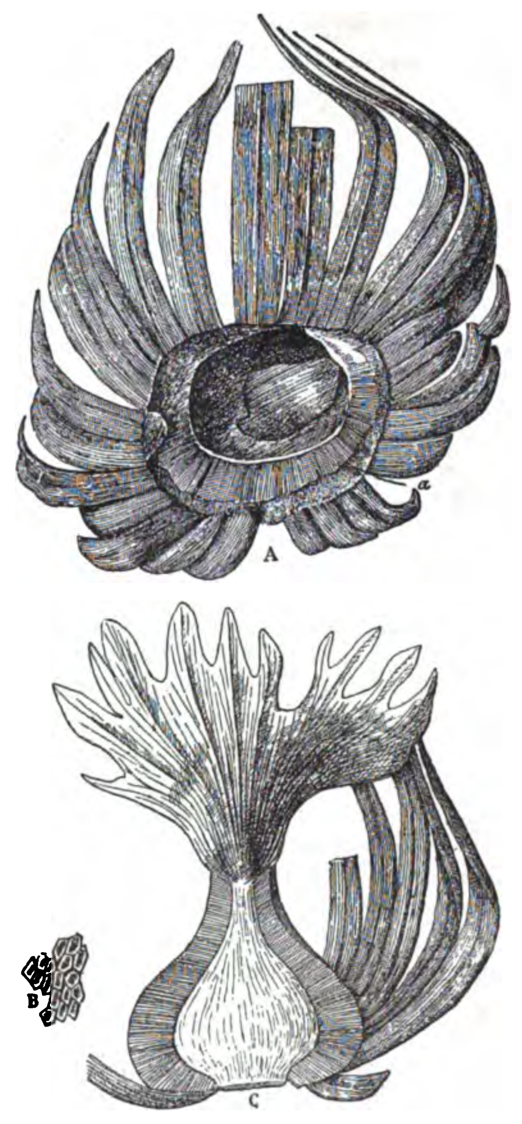


Fig. 103. — Appareil mâle du *Williamsonia gigas* Carr. — A, empreinte d'un involucre entourant le spadice ou support floral dont la destruction a donné lieu à une cavité correspondant au réceptacle des organes mâles, encore visibles à l'état de résidus et constituant une zone annulaire radiée au point *a*. — B, empreinte grossie des anthères ou sacs polliniques étroitement contigus. — C, le même appareil reconstitué d'après une coupe longitudinale du support réceptaculaire et montrant celui-ci surmonté de l'appendice ou couronnement infundibuliforme. Les figures A et C sont réduites de moitié.

avec le spadice et servant de couronnement à ce dernier organe.

Le sommet du spadice était donc surmonté d'un appendice « infundibuliforme » que nous décrirons bientôt: d'autre part, sa base rentrante se trouve généralement cernée d'une bande périphérique « radiée », c'est-à-dire marquée de stries rayonnantes, dont la nature a exercé la sagacité des observateurs. En réalité, cette bande striée, qui montre parfois une tendance à se détacher de la base cylindrique qu'elle entourait, représente le résidu des filaments serrés et peut-être ayant entre eux une certaine connexion, qui recouvraient d'abord la superficie entière du spadice, à peu près à la façon de ce qui existe chez les *Typha*. Cette couche dense de filaments, désagrégés après l'anthèse, aurait laissé le spadice dépouillé, tandis que les loges pressées des anthères, sur les points où elles sont restées conniventes, auraient donné lieu à une réunion de petits compartiments, encore visibles çà et là à l'état d'empreintes.

Si nos observations sont justes, comme tout porte à le croire, nous aurions décrit l'appareil mâle des *Williamsonia* ou tout au moins celui du *W. gigas*. Cet appareil, nous l'avons déjà dit, était surmonté d'une expansion infundibuliforme dont il existe de nombreuses empreintes, les unes encore adhérentes au spadice qui les supportait, les autres isolées et montrant l'une ou l'autre de leurs faces, constamment à l'état de moule. Il est donc indispensable de restituer d'abord le relief originaire de l'ancien organe, à l'aide d'une matière plastique, si l'on veut éviter les erreurs d'appréciation. Cette expansion, en forme de cloche renversée, ou d'entonnoir évasé, lobé ou frangé sur les bords, était elle-même de consistance coriace et de nature fibreuse. Elle répond au disque carpellaire de Williamson [1]. Elle terminait supérieurement l'appareil mâle et pourrait être comparée à la pelotte spongieuse qui surmonte le spadice des *Amorphophyllum;* de plus loin encore on serait tenté d'y reconnaître quelque chose d'analogue à la couronne de feuilles qui coiffe l'inflorescence de l'Ananas. L'organe en question résultait bien certainement d'une transformation des feuilles supérieures du rameau

1. Voy. fig. 1 et 2, pl. LII du *Mémoire de Williamson*. Il est inutile d'ajouter que les points calleux, considérés par M. Williamson comme des vestiges d'ovules, n'existent qu'à l'état de particularité accidentelle et n'ont été revus sur aucun autre échantillon.

changé en spadice. Ces feuilles modifiées et soudées entre elles, de façon à constituer un appendice terminal, avaient peut-être leur raison d'être en facilitant de quelque manière la fécondation des parties femelles qu'il nous reste à déterminer.

A côté des involucres que nous venons de décrire et qui renferment constamment à leur partie centrale les spadices dépouillés et persistants, considérés par nous comme des appareils mâles, il en existe d'autres un peu plus petits, moins régulièrement globuleux, dont l'intérieur est le plus souvent vide, avec une large cicatrice répondant à l'insertion d'un organe visiblement détaché. Un des échantillons du Muséum de Paris montre pourtant un réceptacle ou spadice globuleux, raccorni et bosselé à la surface, comme s'il s'agissait d'un organe desséché et vide à l'intérieur, encore en place au sommet d'une tige et entouré par les bractées de l'involucre.

Le moule intérieur d'un de ces involucres vides a été figuré par M. Williamson dans son mémoire précité (pl. LII, fig. 7). Nous en connaissons deux autres exemples dans la collection du Muséum de Paris, dont l'un est le moule de l'intérieur de l'organe et l'autre de son extérieur. On est conduit, par l'examen des différentes particularités que présentent les involucres dont il vient d'être question en dernier lieu, à cette idée qu'il existait pour eux une double manière de se détacher : tantôt, en effet, peut-être accidentellement, l'involucre, formé de plusieurs rangées de bractées étroitement appliquées l'une contre l'autre, se détachait tout entier de la tige dont il occupait le sommet; tantôt au contraire il s'opérait une désarticulation du réceptacle ou spadice globuleux implanté au centre de l'involucre, et alors ce spadice entraînait dans sa chute, comme nous le verrons bientôt, les bractées les plus intérieures, qui demeuraient appliquées contre lui. — Pour ce qui est du réceptacle globuleux, considéré en lui-même, une fois moulé, il montre distinctement à sa superficie des aréoles ou compartiments irrégulièrement tetra-penta-hexagonaux, groupés en rosettes, par 5 à 6, autour d'un point central qui semble figurer le bouton stigmatique d'un pistil fécondé. Mais ces rosettes contiguës sont elles-mêmes enchevêtrées de telle sorte que les compartiments qui les composent font souvent partie de deux ou trois groupements à la fois. Les boutons stigmatiques? se trouvent alors inscrits, non seulement au

centre, mais souvent aussi sur le pourtour de chaque rosette. Une semblable ordonnance avait déjà frappé M. Williamson comme singulièrement caractéristique; mais il est vrai qu'elle s'observe dans une foule d'organes végétaux comme un résultat naturel de la distribution des parties, toutes les fois que, sur un réceptacle, des éléments, réunis en nombre indéfini, se trouvent pressés les uns contre les autres par le fait de l'accrescence. Si nous avons ici sous les yeux, comme c'est à croire, des carpelles petits et en nombre illimité, n'ayant pu recevoir tous l'imprégnation fécondante ni se développer simultanément, il a dû s'opérer une distribution naturelle et plus ou moins régulière, à la suite de la fécondation, des éléments carpellaires primitifs; ceux d'entre eux qui devenaient fertiles groupaient autour d'eux les stériles ou les avortés et contractaient en même temps des adhérences que le gonflement des parties agrégées ne pouvait que rendre plus intimes et plus complètes, à mesure que l'appareil entier s'avançait vers la maturité.

Cette disposition est rendue visible et mise, pour ainsi dire, hors de doute par l'examen de deux échantillons de *Williamsonia*, dont l'un provient du Yorkshire (Clougthon-Bay), comme les précédents, et dénote une espèce très peu différente du *Williamsonia gigas* (*W. Leckenbyi* Nath.), tandis que l'autre, recueilli par M. le professeur J. Morière dans l'oxfordien des Vaches-Noires (Calvados), représente le fruit complet, non plus à l'état d'empreinte, mais converti en carbonate de fer, d'une troisième espèce.

Le *Williamsonia Leckenbyi*, de Nathorst, montre, réunis à la superficie d'une plaque schisto-charbonneuse et couchés l'un près de l'autre, deux organes conservés en demi-relief, c'est-à-dire avec l'une de leurs faces ayant encore son relief et son aspect originaires, tandis que l'autre se trouve incorporée à la substance même du sédiment schisteux. — L'un de ces organes est l'expansion terminale infundibuliforme qui est ici vue par l'extérieur et naturellement détachée. Cette expansion en forme de soucoupe ou de calice étalé, marquée à la surface de stries nerveuses rayonnantes, est divisée en quatorze segments profonds et lancéolés, entiers sur les bords et légèrement recourbés en dedans. A côté de ce premier organe, se trouve étendue toute la partie extérieure d'un réceptacle ou spadice globuleux, préalablement déroulé et

aplati, de manière à faire voir la superficie de l'appareil et le longs des bords sa tranche ou son épaisseur avec les fibres.pressées qui en forment le tissu et vont aboutir aux compartiments de la surface. Tout cet ensemble est facilement compréhensible à l'aide d'un faible grossissement, plus encore que par la figure de grandeur naturelle et dénuée de détails, insérée dans le mémoire de M. Nathorst qui a bien voulu nous communiquer



Fig. 104. — Involucre du *Williamsonia pictaviensis* Sap. — Cet involucre est représenté d'après une empreinte moulée de l'oxfordien des environs de Poitiers; il montre son intérieur vide, après la chute de l'appareil fructificateur dont la cicatrice d'insertion est parfaitement visible au centre de l'organe (2/3 grandeur naturelle).

le précieux échantillon [1]. Les compartiments, le plus souvent de forme rhomboïdale, taillés à facette et marqués au centre d'une protubérance ou bouton stigmatique, sont eux-mêmes groupés par six, par cinq ou par quatre autour de points saillants qui servent de centres d'agrégation. Les rosettes se trouvent du reste enchevêtrées les unes dans les autres de la même façon que celles du *W. gigas*. Cet échantillon démontre que la paroi ou couche corticale formant le revêtement extérieur du réceptacle était susceptible, dans les *Willamsonia*, de se détacher, de se dérouler et de s'aplatir, en allant au fond de l'eau, soit que le noyau réceptaculaire fût plein, soit qu'il fût creux dans son milieu. La figure de Feismantel, reproduite (pl. VIII, fig. 4) dans le mémoire de M. Nathorst, représente la coupe longitudinale du réceptacle d'une espèce indienne de *Williamsonia* qui montre visiblement cette même structure, c'est-à-dire une pelotte récep-

1. Voy. *Några Anmärk. om Williamsonia*, taf. VIII, fig. 5, in *Ofvers. af kongl. Vetensk. Akad. Förhandl.*, 1880, n° 9; Stockholm.

taculaire revêtue d'une enveloppe fibreuse relativement épaisse et susceptible de se détacher d'une seule pièce à la maturité, de même que l'appareil lui-même se désarticulait tout entier, en se séparant de l'involucre au centre duquel sa base était implantée.

Cette désarticulation de l'appareil fructificateur à la maturité

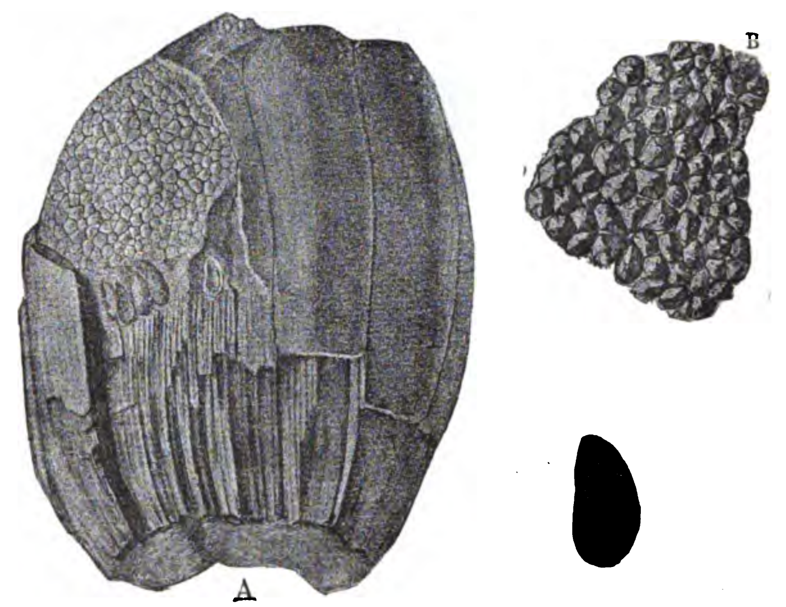


Fig. 105. — Appareil fructificateur du *Williamsonia Morierei* Sap., naturellement détaché. — A, sur cet échantillon converti en carbonate de fer et revêtu d'une partie des bractées de l'involucre, étroitement appliquées, on distingue, en dessous des compartiments stigmatiques, et par l'effet d'une écorchure, des graines mûres encore en place dans leurs alvéoles; l'échantillon a été découvert par M. J. Morière dans l'oxfordien des Vaches-Noires (2/1 gr. nat.). — B, compartiments superficiels, constitués par les carpelles groupés et mutuellement comprimés, avec trace des stigmates à la partie centrale de chaque groupe, figurés à part et fortement grossis. — C, graine isolée, figurée à part, sous un fort grossissement.

résulte avec évidence de l'examen du superbe échantillon recueilli par J. Morière, *Williamsonia Morierei* Sap. et Mar., dont la conservation est complète, puisque l'ancien organe fossilisé a gardé sa forme aussi bien que sa structure et que le bourrelet cicatriciel, répondant au plan d'articulation, est visible à la base de cet échantillon.

Le fait de la désarticulation ressort encore plus nettement des empreintes d'involucres vides, mais garnis de leurs bractées en

place, dont il existe, comme nous l'avons dit plus haut, plusieurs exemples. En moulant ces sortes d'empreintes, on observe constamment au fond et au centre une cicatrice fort nette, de forme circulaire et relevée en saillie, qui marque le point d'attache de l'ancien organe (Voir la fig. 104). La trace des faisceaux fibrovasculaires se distingue assez bien à la surface de ces cicatrices et leur ordonnance, à défaut de l'analyse anatomique, est de nature à fournir des indications sur la structure caulinaire. Sur un exemplaire de la collection Yates, le plan de la cicatrice est occupé par des stries rayonnantes, comme si les faisceaux ligneux avaient eu cette même disposition. L'involucre de l'exemplaire de l'oxfordien de Poitiers, plus petit que le précédent et annonçant une espèce différente, laisse voir des vestiges de faisceaux épars sous forme de ponctuations, ordonnées en zone circulaire autour d'une région centrale de tissu conjonctif. Il ressortirait donc de ces indices la présomption de divergences sensibles entre le plan caulinaire du *Williamsonia* et celui des Monocotylées, auxquelles ces végétaux ressembleraient au premier abord.

Pour ce qui est du sens morphologique et de la structure intime des parties de la fructification, le *Williamsonia Morierei*, bien que répondant peut-être à un sous-genre distinct, nous les fait connaître suffisamment.

Dans cette espèce, le noyau réceptaculaire est sans doute peu relevé en saillie par rapport à l'enveloppe fibreuse dont les fibres sont insérées, non pas dans une direction rayonnante, mais obliquement ou même verticalement par rapport au réceptacle qui leur sert de support. De cette sorte, les compartiments superficiels, distribués en rosettes enchevêtrées comme dans les autres espèces de *Williamsonia*, constituent ici une calotte hémisphérique qui occupe la moitié supérieure d'un spadice, non pas globuleux, mais ayant la forme d'une pelotte ovoïde. C'est en vertu de cette disposition oblique et ascendante des fibres qui aboutissent aux compartiments superficiels, qu'en décroûtant la paroi latérale de l'organe, il a été possible de mettre à nu les ovules encore en place, logés à l'intérieur des rosettes de compartiments, chacun d'eux correspondant à l'une de ces rosettes, ce qui implique l'avortement de la plupart des pistils, en supposant qu'il y ait eu lors de l'anthèse autant de pistils que de compartiments. Non seulement le groupement en ro-

sette, par cinq et six, des compartiments stigmatiques est ici bien visible, mais pris à part ils présentent tous une face convexe, tétra-penta-hexagone, donnant lieu à autant de facettes et surmontées d'un petit bouton central. C'est là une disposition qui rappelle d'une manière frappante celle qui existe chez les Pandanées, particulièrement chez les « syncarpées » comme le *Pandanus fragrans*, dont chaque fruit séparable résulte de l'assemblage de plusieurs carpelles réunis et soudés. Les graines encore en place du *Willamsonia Morierei* paraissent avoir été solitaires sous chaque rosette ou syncarpe, dressées, basifixes, arrondies inférieurement, atténuées en bec et bicarénées dans le haut qui correspond sans doute au micropyle. La seule différence avec les Pandanées consisterait dans la soudure réciproque des syncarpes en une seule masse.

En résumé, si l'on se laisse guider par l'analogie et par les traits de structure qui viennent d'être signalés, l'inflorescence des *Williamsonia* résulterait d'une multitude de supports ou pédicelles réunis et confondus sur un réceptacle commun ou spadice plus ou moins modifié et réduit. Chacun des pédicelles supporterait normalement un seul carpelle ou élément carpellaire provenant d'autant de feuilles sexuées d'un rameau floral transformé en vue de la reproduction. Le groupement des éléments carpellaires en rosettes et leur adhérence mutuelle serait le fait de l'accrescence qui aurait suivi l'imprégnation fécondante, combinée avec l'avortement de la majorité des ovules.

On voit qu'il s'agirait ici, non pas d'une inflorescence ou réunion de fleurs sur un même axe, comme chez les vraies Spadicifores, mais d'un rameau dont toutes les feuilles auraient été modifiées et transformées directement en carpelles ou en étamines. Le spadice des *Williamsonia* serait ainsi l'équivalent morphologique, non pas de celui des Aroïdées et Pandanées, mais du gynécée des *Magnolia;* par conséquent, il représenterait un rameau floral, une fleur unique, composée seulement d'un nombre indéfini d'éléments unisexués, structure répondant très bien à l'idée qu'on peut se faire *à priori* d'un type proangiospermique fixé de bonne heure. Ce type, sorti d'une combinaison hâtive et complexe en même temps, serait pourtant très simple dans le fond, puisqu'il s'agirait non pas d'un groupement de fleurs ou bourgeons floraux, réunis sur un axe commun, mais

d'un jet de première venue dont les feuilles modifiées par la sexualité se seraient rapprochées et ensuite réunies et soudées entre elles, en affectant une certaine régularité dans leur mode de groupement.

Les *Williamsonia*, avec leurs feuilles aux nervures longitudinales reliées entre elles par des veinules ramifiées en réseau, avec leurs fibres ligneuses probablement disposées en une zone annulaire autour de la moelle centrale, avec les feuilles de leur rameau floral directement transformées en éléments sexués et involucrées à la base par des feuilles normales faiblement modifiées, sont réellement des Proangiospermes, c'est-à-dire des végétaux à ovules déjà protégés par un tégument clos surmonté d'un stigmate, qui ne sauraient pourtant être classés ni dans les Monocotylées ni dans les Dicotylées, mais qui se rattachent à la souche non encore différenciée d'où sont sorties ces deux classes.

Il est certain que les *Williamsonia* ont joué autrefois un rôle considérable et tenu une grande place dans la végétation secondaire. Découverts dans l'oolithe de Scarborough, ils ont été retrouvés à Bornholm par M. A. Nathorst, dans l'infralias de la Moselle par M. Pougnet et par nous, dans l'oxfordien du Poitou et de la Normandie par MM. de Longuemar et Morière; enfin, ils ont été signalés jusque dans le jurassique des Indes Orientales par M. Feismantel.

C'est aux *Williamsonia* qu'on doit encore rattacher les *Weltrichia* qui ne nous sont connus cependant que par leurs involucres épars, servant sans doute d'entourage à des spadices, et formés de segments coriaces frangés sur les bords, appendiculés ou même laciniés et soudés entre eux latéralement en un seul corps à la base. Les *Weltrichia* se rencontrent çà et là depuis le rhétien jusque sur l'horizon de l'oxfordien, à Bayreuth en Franconie, dans la Lozère, dans les Alpes vénitiennes où M. de Zigno en a recueilli de curieux vestiges.

En dernier lieu, il faut mentionner ici les *Goniolina* dont le niveau géognostique est situé à la hauteur du corallien et qu'on avait antérieurement considérés comme dénotant un Crinoïde. Les *Goniolina* sont sûrement d'origine végétale : leur fossilation presque toujours en demi-relief marque bien qu'ils se décomposaient à la longue et que leur structure n'avait rien du test calcaire des animaux inférieurs. C'étaient plutôt des corps résistants

à la surface, à la façon des fruits agrégés de Pandanées dont ils présentent l'aspect, même en s'attachant aux détails examinés de près. Il est certain que des mollusques, particulièrement des Ostracés, ont pu adhérer à leur extérieur et mouler leur coquille sur les aréoles ou compartiments hexagonaux et convexes qui les recouvraient d'une mosaïque continue. Les *Goniolina* ont la forme d'un cône ou fruit agrégé ovoïde soutenu par

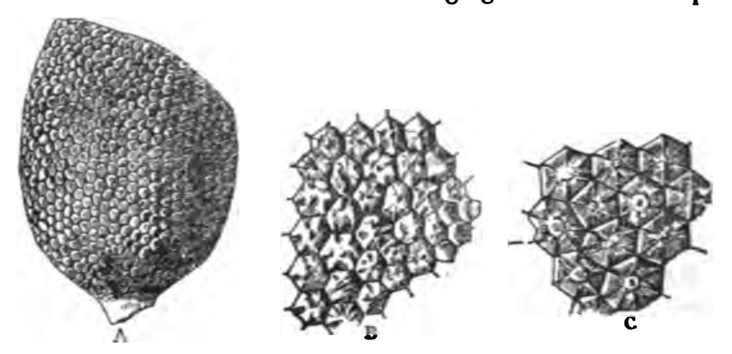


Fig. 106. — *Goniolina*, type proangiospermique présumé du terrain jurassique. — A, appareil fructificateur, naturellement moulé et tronqué au sommet, d'après un exemplaire de la collection d'Orbigny, communiqué par M. A. Gaudry et appartenant au Muséum de Paris. — B, compartiments grossis correspondant aux carpelles hexagonaux par compression mutuelle. — C, les mêmes d'après un autre exemplaire de la même collection, dont la conservation ne laisse rien à désirer, sous un plus fort grossissement.

un pédoncule nu, cylindrique et relativement grêle. Les compartiments superficiels sont disposés par séries spirales multipliées; ils sont très nombreux, exactement contigus et d'une parfaite régularité. Leur petitesse est telle que chacun d'eux mesure au plus un millimètre de diamètre transversal; mais la conservation de ces organes est, le plus souvent, si parfaite soit par eux-mêmes, soit par le moule creux laissé par eux, que leur structure est nettement visible à la loupe et permet de distinguer six carènes partant de chacun des angles de l'hexagone pour aboutir au centre occupé lui-même par une aréole dont le milieu est marqué par un point saillant, probablement stigmatifère. Les compartiments paraissent adhérer entre eux par suite de l'accrescence ou gonflement naturel qui succède à l'imprégnation fécondante, et entraîne le développement, puis la maturité des fruits. Le même effet s'observe chez les Pandanées dont les régimes peuvent servir de terme de comparaison avec les

Goniolina. Un échantillon de la collection de d'Orbigny, que M. Gaudry a bien voulu nous communiquer, laisse voir l'axe intérieur et cylindrique sur lequel les fruits prismatiques, terminés antérieurement par les compartiments hexagonaux, se trouvaient implantés. Les cicatrices d'insertion de chacun de ces fruits sont visibles à la surface de l'axe et, si l'on fait abstraction de la dimension réduite des compartiments, plusieurs Pandanées de Java ou de la Nouvelle-Calédonie présentent des fruits conformés extérieurement comme le sont les *Goniolina*. Mais l'assimilation peut être apparente, plutôt que réelle, et nous ne saurions nous avancer plus loin dans l'ignorance où nous sommes de la vraie nature de ces organes encore imparfaitement définis [1].

On voit qu'au total et malgré leur insuffisance, les notions tirées des types fossiles concordent en apparence avec les idées théoriques que l'étude des plantes actuelles nous ont suggérées, ou du moins ne les contredisent pas et nous engagent, par conséquent, à les admettre jusqu'à preuve contraire. Nous pouvons les résumer en quelques mots. — Dans la succession des terrains, avant la formation des couches caractérisées par les restes abondants des premiers végétaux dicotylés et monocotylés, avant le moment de l'apparition des flores angiospermiques proprement dites, nous rencontrons les organes de diverses plantes ambiguës, ayant quelques traits des Monocotylées et des Angiospermes les plus simples, mais représentant incontestablement des familles primitives aujourd'hui éteintes. Ces plantes, dont les *Williamsonia* sont les mieux connues, doivent correspondre à l'un des premiers stades évolutifs des Angiospermes. Elles semblent offrir les traits principaux de l'organisation que nous avons attribuée aux Proangiospermes. En l'état de nos connaissances, en face de la pénurie des documents paléontologiques, il serait imprudent de se prononcer sur ce sujet d'une manière plus tranchée.

1. Tout récemment, M. Croizier a bien voulu communiqner à l'un de nous un fruit de *Goniolina* recueilli par lui dans le kimméridien de Ruelle (Charente). Ce fruit naturellement moulé et détaché est intact et d'une parfaite conservation. Sa petitesse, sa forme globuleuse, annoncent une espèce très différente de celles que l'on a signalées jusqu'ici. Les compartiments superficiels sont d'une telle ténuité qu'il faut employer la loupe pour les distinguer, mais peut-être s'agit-il d'un fruit jeune ou imparfaitement développé.

FIN DU PREMIER VOLUME

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME PREMIER

PRÉFACE v

EXPOSÉ PRÉLIMINAIRE 1

CHAPITRE PREMIER.

STADE PROGYMNOSPERMIQUE. Les Sigillarinées. Les Poroxylées. Les Calamodendrées. Les graines fossiles silicifiées 9

CHAPITRE II.

STADE PROGYMNOSPERMIQUE (*suite*) 67
Les Dolérophyllées et les Cannophyllitées 68
Les Cordaïtées et les Salisburiées prototypiques 79
Évolution particulière des Cycadées 93

CHAPITRE III.

STADE GYMNOSPERMIQUE 118
Évolution particulière des Salisburiées et définition de la souche prototypique d'où les Aciculariées sont issues 136
Évolution particulière des Taxinées ou Aciculariées dialycarpées... 148
Évolution particulière des Conifères 153

CHAPITRE IV.

STADE MÉTAGYMNOSPERMIQUE. Caractères et évolution particulière des Gnétacées 165

CHAPITRE V.

STADE PROANGIOSPERMIQUE REPRÉSENTANT LA COMMUNE ORIGINE DES MONOCOTYLÉES ET DES DICOTYLÉES ACTUELLES 190

COULOMMIERS. — Typog. P. BRODARD et GALLOIS.

Bagehot. LOIS SCIENTIFIQUES DU DÉVELOPPEMENT DES NATIONS. 5e édit. 6 fr.

J. Marey. LA MACHINE ANIMALE, locomotion terrestre et aérienne, avec 117 figures dans le texte. 4e édition. . . . . 6 fr.

A. Bain. L'ESPRIT ET LE CORPS considérés au point de vue de leurs relations, avec figures. 4e édition . . . . 6 fr.

Pettigrew. LA LOCOMOTION CHEZ LES ANIMAUX, avec 130 fig. 2e édit. 6 fr.

Herbert Spencer. INTRODUCTION A LA SCIENCE SOCIALE. 7e édition. 6 fr.

O. Schmidt. DESCENDANCE ET DARWINISME, avec fig. 5e édit. . . 6 fr.

H. Maudsley. LE CRIME ET LA FOLIE. 5e édition. . . . . 6 fr.

P.-J. Van Beneden. LES COMMENSAUX ET LES PARASITES dans le règne animal, avec 83 figures dans le texte. 3e édition. . . . . . . 6 fr.

Balfour Stewart. LA CONSERVATION DE L'ÉNERGIE, suivie d'une étude sur LA NATURE DE LA FORCE, par *P. de Saint-Robert*. 4e édition. 6 fr.

Draper. LES CONFLITS DE LA SCIENCE ET DE LA RELIGION. 7e édition. 6 fr.

Léon Dumont. THÉORIE SCIENTIFIQUE DE LA SENSIBILITÉ. 3e édit. 6 fr.

Schutzenberger. LES FERMENTATIONS, avec 28 figures. 4e édition. 6 fr.

Whitney. LA VIE DU LANGAGE. 3e édition. . . . . 6 fr.

Cooke et Berkeley. LES CHAMPIGNONS, avec 110 figures. 3e édit. 6 fr.

Bernstein. LES SENS, avec 91 figures dans le texte. 4e édition. . 6 fr.

Berthelot. LA SYNTHÈSE CHIMIQUE. 5e édition . . . . 6 fr.

Vogel. LA PHOTOGRAPHIE ET LA CHIMIE DE LA LUMIÈRE, avec 95 figures dans le texte et un frontispice tiré en photoglyptie. 4e édition. 6 fr.

Luys. LE CERVEAU ET SES FONCTIONS, avec figures. 5e édition. . . 6 fr.

W. Stanley Jevons. LA MONNAIE ET LE MÉCANISME DE L'ÉCHANGE. 4e édition. . . . . 6 fr.

Fuchs. LES VOLCANS ET LES TREMBLEMENTS DE TERRE, avec 36 figures dans le texte et une carte en couleurs. 4e édition. . . . . 6 fr.

Général Brialmont. LA DÉFENSE DES ETATS ET LES CAMPS RETRANCHÉS, avec nombreuses figures et deux planches hors texte. 3e édit. 6 fr.

A. de Quatrefages. L'ESPÈCE HUMAINE. 7e édition. . . . . . 6 fr.

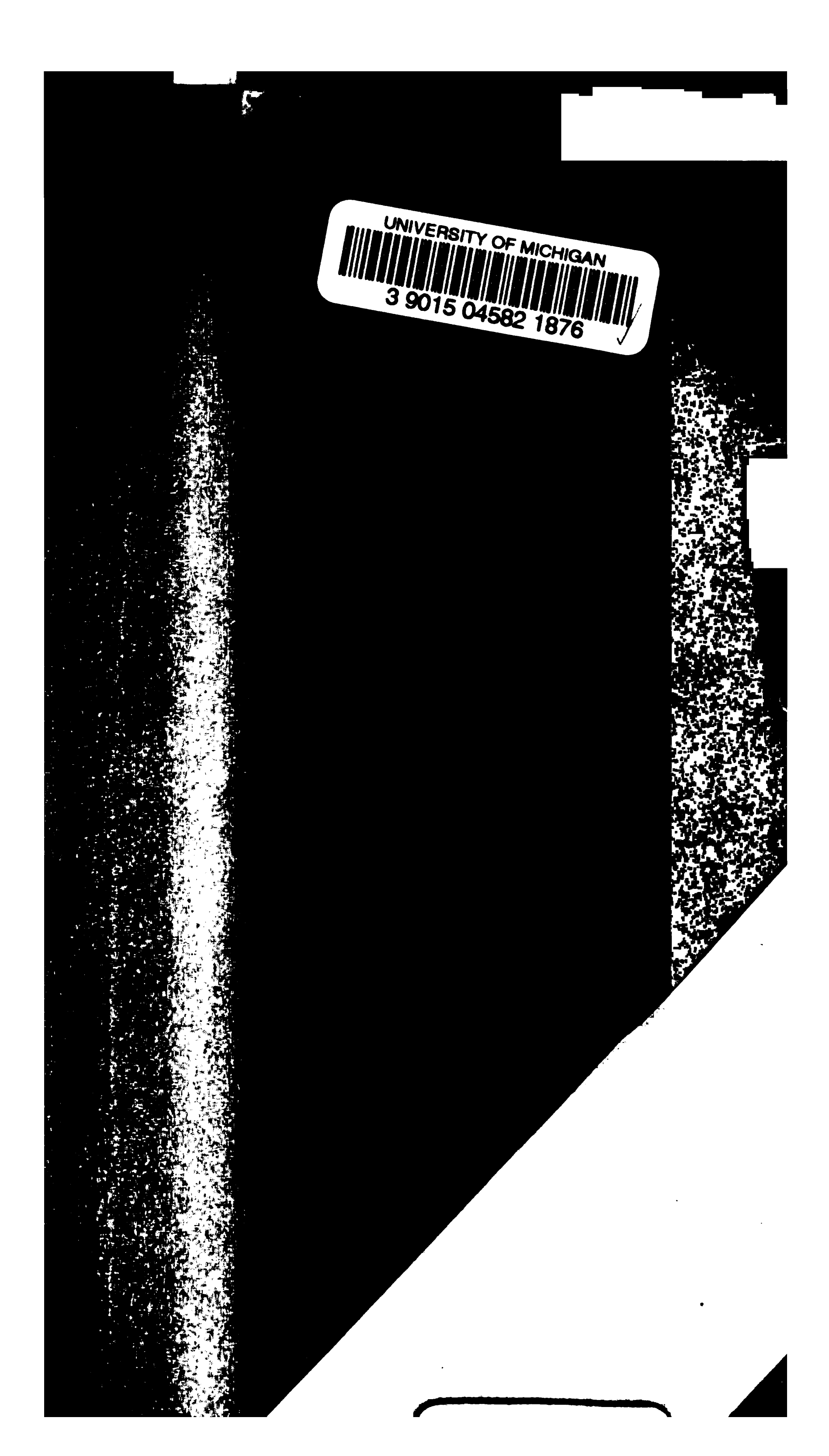
Blaserna et Helmholtz. LE SON ET LA MUSIQUE, avec 50 figures dans le texte. 3e édition . . . . 6 fr.

Rosenthal. LES MUSCLES ET LES NERFS. 1 vol., avec 75 fig. 3e édit. 6 fr.

Brucke et Helmholtz. PRINCIPES SCIENTIFIQUES DES BEAUX-ARTS, suivis de L'OPTIQUE ET LA PEINTURE. 1 vol., avec 39 figures. 3e édition. 6 fr.

Wurtz. LA THÉORIE ATOMIQUE. 1 vol., avec une planche. 4e édit. 6 fr.

Secchi. LES ÉTOILES. 2 vol. in-8, avec 60 figures dans le texte et 17 planches en noir et en couleurs, tirées hors texte. 2e édition. . . 12 fr.


UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 04582 1876